ENTWICKLUNGSGESCHICHTLICHE UND BLÜTENANATOMISCHE UNTERSUCHUNGEN ZUM PROBLEM DER OBDIPLOSTEMONIE

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Freien Universität Berlin

Vorgelegt

von

Gertrud Eckert

aus Essen

1965

1967

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN

1. Referent: Prof. TH. ECKARDT

2. Referent: Prof. J. POELT

Tag der letzten Prüfung: 17.12.1965

Tag der Promotion: 15. FEB. 1967

Bot. Jb.	85	4	523–604	Stuttgart, 15. Dezember 1966

Aus dem Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie
der Freien Universität Berlin

Entwicklungsgeschichtliche und blütenanatomische Untersuchungen zum Problem der Obdiplostemonie

Von

Gertrud Eckert

Mit 146 Abbildungen im Text

Inhalt Seite

I. Einleitung 524

II. Material und Methode 526

III. Beschreibender Teil 527

1. Simaroubaceae 527
a) *Ailanthus giraldii* Dode. 527
b) *Klainedoxa gabonensis* Pierre 530
c) *Irvingia grandifolia* Engl. 535

2. Rutaceae 535
a) *Ruta graveolens* L. 535
b) *Dictamnus albus* L. 536
c) *Choisya ternata* H. B. K. 537
d) *Correa speciosa* Ait. 538
e) *Agathosma imbricata* (L.) Willd. 538
f) Vergleichende Betrachtung 539

3. Geraniaceae 540
a) *Geranium phaeum* L. 540
b) *G. nodosum* L. 540
c) *Erodium moschatum* (L.) L'Hér. 542
d) *Monsonia biflora* DC. 547

4. Zygophyllaceae 547
a) *Zygophyllum fabago* L. 547
b) *Peganum harmala* L. 549
c) *Tribulus terrestris* L. 550

5. Limnanthaceae 550
Limnanthes douglasii R. Br. 550

6. Caryophyllaceae 552
a) *Cerastium chlorifolium* F. et M. 552
b) *Spergula arvensis* L. 559

Seite

7. Saxifragaceae 561
a) *Astilbe simplicifolia* Makino 561
b) *Deutzia gracilis* Sieb. et Zucc. 563
c) *Saxifraga granulata* L. 565
d) *Saxifraga rotundifolia* L. 565
e) *Tiarella cordifolia* L. 566
f) *Tellima grandiflora* (Pursh.) R. Br. 566
g) *Heuchera hispida* Pursh. 566
h) *Ribes sanguineum* Pursh. 566
i) *R. nigrum* L. 566

8. Crassulaceae 571
a) *Sedum acre* L. 571
b) *Crassula dejecta* Jacq. 571
c) *Sedum aizoon* L. ssp. *kamtschaticum* (F. et M.) Froed. 572
d) *S. maximowiczii* Reg. (= *S. aizoon* L.) 572

IV. Vergleichender Teil 573

1. Der Blütenvegetationspunkt — Bildung von „Blütenbechern" (floral cup) 573

2. Die Blütenorgane 574

3. Drüsengewebe 577

4. Leitbündelverlauf 577

5. Allgemeiner Vergleich 579

V. Diskussion der Obdiplostemoniedeutungen 583

1. Theorie von einem ausgefallenen Blütenwirtel 583

2. Theorie, die das obdiplostemone Androeceum vom polyandrischen und zentrifugalen Androeceum ableitet 584

3. Theorie von der serialen Spaltung einer Anlage in Petalum und Kronstaubblatt 590

4. Theorie von der Nebenblattnatur der Petalen 591

5. Verschiebungstheorie 595

6. Theorie von der Förderung der Kelchblattsektoren 596

VI. Zusammenfassung/Summary 598

VII. Literaturverzeichnis 601

I. Einleitung

Die Obdiplostemonie ist eine unter den dicotylen Angiospermen sehr verbreitete Erscheinung. Man versteht unter Obdiplostemonie die Tatsache, daß in Blüten mit zwei isomeren Staubblattkreisen die epipetalen oder Kronstamina weiter außen stehen als die episepalen oder Kelchstamina. Sind dabei Androeceum und Gynoeceum isomer, so stehen die Karpelle epipetal.

Weitaus die meisten Familien der Dicotylen und wenige der Monocotylen, z. B. die Commelinaceen (Rohweder 1963), die sich durch Blüten mit zwei isomeren Staminalkreisen auszeichnen, zeigen diese Stellungsverhältnisse, die sich nicht der Hofmeisterschen Alternanzregel (1868) unterordnen lassen. Der Versuch, diese Alternanzstörung zu erklären, hat seit über hundert Jahren zu den verschiedensten Deutungen geführt, von denen die wichtigsten kurz angeführt seien:

Chatin (1855), der den Begriff des „type obdiplostémone" geprägt hat, leitet die äußere Stellung der Kronstamina von der zentrifugalen Entwicklung des Androeceums ab. Hofmeister (1868) betrachtet den epipetalen Staubblattkreis als „interkalar", als nachträglich eingeschaltet. Čelakovský (1894) in seiner zweiten Obdiplostemoniedeutung, Corner (1946) und Huber (1963) sind der Auffassung, daß man das obdiplostemone Androeceum auf ein polyandrisches mit zentrifugaler Entstehung zurückzuführen habe. Čelakovskýs erste Obdiplostemoniedeutung (1875) lautete dahin, daß der Kreis der Kronstamina durch nachträgliche Verschiebung nach außen gelange, welcher Meinung sich auch Eichler (1878) und Pax (1890) anschließen.

Eine Verschiebung der Kronstamina nach außen nimmt auch Saunders (1925, 1936) an, indem sie ihre „valve-carpels" dafür verantwortlich macht.

Stroebl (1925), Goebel (1923, 1928) und Troll (1928) erklären die Obdiplostemonie mit der Förderung der Kelchblattsektoren gegenüber den Kronblattsektoren, zu welchem Ergebnis auch Wassmer (1955) gelangt.

Braun (1851) ist der Begründer der Theorie eines „Schwindekreises", der sich häufig noch in Form von episepalen Drüsen oder Diskuseffigurationen erhalten haben soll. Diese Theorie vertreten auch Jordan (1883), Ruff (1931), Dawson (1936) und Puri (1951).

Allen diesen Deutungen liegt die Ansicht zugrunde, die Kronstamina seien selbständige Organe, die ganzen Blättern homolog sind.

Daß die Kronstamina aber auch als nicht selbständige Organe aufgefaßt worden sind, zeigen die folgenden Theorien: Dickson (1864) hält die epipetalen Staubblätter für verwachsene Nebenblätter der Kelchstamina.

Saint-Hilaire (1841) deutet sie als durch Dédoublement entstandene, basale Abschnitte der Petalen, ebenso Lüders (1907).

Ähnlicher Ansicht sind auch Nair & Nathawat (1958). Mattfeld (1938) hält die Petalen für verwachsene Nebenblätter der Kronstamina, welcher Meinung sich auch Leonhardt (1951) und Friedrich (1956) anschließen, Roth (1963) für dorsale Auswüchse der superponierten Staubblätter, ohne aber ihre Natur zu erörtern.

Als letztes seien Vuillemin (1922) und Chadefaud (1954) erwähnt, die Petalum, Kronstaubblatt bzw. diese und zwei benachbarte Kelchstamina zu einer Einheit, dem „petalostème", zusammenfassen.

Wie schon gesagt, ist die Obdiplostemonie weit verbreitet. Sie ist ein typisches Merkmal der Crassulaceen und Saxifragaceen unter den Rosales. Bei den Myrtifloren sollen Onagraceen, Haloragaceen und Combretaceen, bei den Geraniales Oxalidaceen, Geraniaceen, Zygophyllaceen, Linaceen und Erythroxylaceen obdiplostemon sein. Die mit den Geraniales eng verwandten Rutales zeigen fast durchgehend obdiplostemone Familien, ebenso die Ericales. Die Centrospermen weisen in den Caryophyllaceen eine Familie mit obdiplostemonen Gattungen auf.

Besonders bedeutsam für die Klärung des Obdiplostemonieproblems erscheinen die Familien, für die auch diplostemone Vertreter angegeben werden wie Simaroubaceen, Rutaceen, Caryophyllaceen und Saxifragaceen. Man kann bei ihnen vielleicht erwarten, daß sich die obdiplostemonen Formen aus den diplostemonen erklären und auf sie zurückführen lassen.

Da die meisten der Obdiplostemoniedeutungen auf mehr oder weniger einseitige Untersuchungen gegründet sind und dann verallgemeinert wurden, ist es das Ziel der vorliegenden Arbeit, Arten aus möglichst vielen Familien vergleichend zu untersuchen, und zwar mit mehreren Methoden, damit sich ein möglichst vollständiges Bild ergibt.

Herrn Professor Dr. Th. Eckardt, unter dessen verständnisvoller und geduldiger Anleitung ich diese Arbeit angefertigt habe, gilt mein ganz besonderer Dank. Herzlich danken möchte ich aber auch allen denen, die direkt oder indirekt zum Zustandekommen der Arbeit beigetragen haben.

II. Material und Methode

Untersucht wurden Arten aus folgenden Familien: Simaroubaceen, Rutaceen, Geraniaceen, Zygophyllaceen, Limnanthaceen, Caryophyllaceen, Saxifragaceen und Crassulaceen. Das Material dazu stammt zum größten Teil aus dem Botanischen Garten in Berlin-Dahlem. Einige ausländische Arten wie *Klainedoxa, Irvingia* und *Monsonia* wurden mir als Herbarmaterial von Herrn Professor W. Robyns aus Brüssel zur Verfügung gestellt, dem ich an dieser Stelle für seine Bemühungen herzlich danken möchte. Mein Dank gilt auch noch einmal Herrn Prof. Eckardt, der mir freundlicherweise schon fixiertes und Paraffin-Material von Caryophyllaceen überlassen hat.

Die frischen Knospen wurden meist mit CRAF V (Sass, 1951), vereinzelt auch mit FPA und FAA fixiert.

Es wurden drei verschiedene Untersuchungsmethoden angewandt: Studium des Leitbündelverlaufes, der Primordialhöckerentwicklung und der Histogenese.

Für die Verfolgung der Primordialhöckerentwicklung diente Alkoholmaterial als Ausgangspunkt, das mit einer Mischung von 70% Alkohol und 70% Glycerin zu gleichen Teilen behandelt wurde. Die Zeichnungen wurden

mit Hilfe eines Präpariermikroskops und Zeichenapparates von Leitz ausgeführt.

Für das Studium des Leitbündelverlaufes und der Histogenese wurden aus dem in Paraffin eingebetteten Material Mikrotomschnitte von 5 bis 10 μ Dicke angefertigt. Sie wurden mit Hämatoxylin nach Delafield, Fuchsin — Fast Green und Eisenhämatoxylin nach Haidenhein — Fast Green angefärbt.

Die mikroskopischen Zeichnungen wurden mit Hilfe eines Mikroskopes und Zeichenprismas der Firma Leitz ausgeführt.

Zur Terminologie

Bei der Beschreibung der Histogenese von jungen Blütenprimordien richte ich mich in den Ausdrücken nach Guttenberg (1960): Die äußerste Schicht wird Dermatogen und die zweite Subdermatogen genannt. Ist diese zweite Schicht nicht gut abgrenzbar, so vermeide ich die Bezeichnung Subdermatogen. Das unter den beiden äußersten Zellagen befindliche Gewebe heißt Zentralmeristem.

Verwendete Abkürzungen

C	= Karpell
C_d	= Dorsalnerv des Karpells
C_l	= Lateralnerv des Karpells
C_{sch}	= Karpellschuppen
C_v	= Ventralmedianus des Karpells
D	= Diskus
Dr	= Drüse bzw. Drüsenleitbündel
h	= median hinten
L_s	= Kelchlateralnerv
P	= Petalum bzw. Kronblattnerv
S	= Sepalum bzw. Kelchblattnerv
Staminod.	= Staminodium
Stp	= Kronstaubblatt bzw. Kronstaubblattnerv
St_{pr}	= Primärstaubblatt
Sts	= Kelchstaubblatt bzw. Kelchstaubblattnerv
St_{sek}	= Sekundärstaubblatt
T	= Tepalum
Tr	= Tragblatt
v	= median vorne

III. Beschreibender Teil

Simaroubaceae

Ailanthus giraldii Dode

A. Leitbündelverlauf

Der Blütenstiel zeigt einen Ring von dicht gedrängten Leitbündeln, von dem zunächst die fünf Kelchblattnerven und darauf in Alternanz die fünf Kronblattbündel abzweigen (Abb. 1a). Diese geben innerhalb der Petalen noch je zwei Lateralnerven ab, während sich die Kelchblattnerven meist nicht

weiter verzweigen. Direkt nach den Kronblattnerven beginnen sich die Leitbündel der Kelch- und der Kronstamina auszugliedern (Abb. 1b). Da die Bündel der Kelchstamina aber wesentlich steiler verlaufen als die Bündel der Kronstaubblätter, erreichen sie die Peripherie des Blütenbodens erst später — bei der abgebildeten Knospe etwa 50 μ höher, was auch dem Insertionsunterschied der beiden Staubblattkreise entspricht (Abb. 1c, d). Sind die Bündel der Stamina abgegliedert, so gibt der zentrale Leitbündelring nach außen die vielen kleinen, den Diskus versorgenden Bündel ab (Abb. 1c), formt sich andeutungsweise in fünf epipetale Bündel um und verschwindet noch unterhalb des reduzierten Gynoeceums, so daß die Karpelle und die verkümmerten Samenanlagen kein Leitungsgewebe mehr aufweisen. Kurz vor der Anthese befindliche Knospen zeigen also ein rein obdiplostemones Bild (Abb. 1e), da die Kelchstamina höher als die Kronstamina am Blütenboden inseriert sind und ihr Leitbündelkreis innerhalb des Kreises der Kronstaubblattbündel liegt.

B. Primordialhöckerentwicklung

An dem jungen Blütenprimordium werden die Sepalen in einer $^2/_5$-Schraube angelegt, wobei Sepalum 2 median hinten liegt (Abb. 2a). In Alternanz zu den fünf Sepalen werden nun die fünf Petalen als kräftige Primordien sichtbar (Abb. 2b), die besonders in den Richtungen senkrecht zu ihrer Längsachse stark an Umfang zunehmen, so daß sie weit am Blütenkegel hinaufreichen und einander seitlich fast berühren. Wenn nun die fünf Kelchstamina angelegt werden (Abb. 2c), so befindet sich fast ihre gesamte Basisfläche oberhalb der Kronblattprimordien, da zwischen diesen kein Platz ist. Auch die Höcker der Kelchstamina sind recht umfangreich und verhalten sich in ihrem Wachstum ähnlich wie die Petalen. Im Gegensatz dazu sind die fünf Kronstamina bei ihrer Anlegung sehr klein (Abb. 2d). Sie erscheinen nicht oberhalb der Kelchstamina, sondern zwischen ihnen, doch immer noch so, daß die Mittelpunkte ihrer Insertionsflächen etwas höher liegen als die Mittelpunkte der Kelchstaubblattbasen. Der Raum zwischen den Kelchstamina ist dabei offenbar der günstigte, da der noch verbleibende Rest des Blütenkegels, der sich nun nicht mehr wesentlich verbreitert, zur Bildung des Gynoeceums verbraucht wird. Die Karpelle werden jetzt epipetal angelegt, weil über den Kronstaubblättern der meiste Platz zur Verfügung steht (Abb. 2e, Blüte mit 5 S., 6 P., 5 Sts, 6 Stp, 6 C.).

Der Anlage der Blütenorgane nach zeigt *Ailanthus* also Diplostemonie, wenn diese auch etwas abgewandelt ist. Wie es nun dazu kommt, daß aus einer diplostemon angelegten Knospe eine obdiplostemone Blüte wird, das sollen die histogenetischen Untersuchungen zeigen.

C. Histogenese

Das ungegliederte Blütenprimordium ist etwa halbkugelförmig. Es besitzt ein Dermatogen, dessen Zellen sich hauptsächlich antiklin, hin und wie-

der aber auch periklin oder schräg teilen, zeigt jedoch kein eigentliches Subdermatogen. Die Zellen der zweiten Schicht weisen häufige Periklinalteilungen auf, deren Produkte nach innen zu das Zentralmeristem versorgen. Bei der Anlegung der Sepalen erscheinen auf medianen Schnitten zwei bis drei periklin geteilte Zellen in der zweiten Schicht, aus denen sich durch weitere Periklinal- und Antiklinalteilungen bald das Primordium bildet. Es zeigt sich schon früh eine subepidermale Spitzeninitiale, die sich periklin-antiklin teilt (Abb. 3, 11). Das Kronblattprimordium wird ebenfalls durch zwei bis drei benachbarte Periklinalteilungen in der zweiten Schicht vorgewölbt (Abb. 4, 17). Es wächst im Gegensatz zu den Sepalen zunächst ohne Spitzenzelle; die gesamte Peripherie des halbkugeligen Primordiums läßt Periklinalteilungen in der zweiten Zellage sehen, und erst kurz vor dem Erscheinen der Kelchstamina, wenn das Primordium dorsiventral wird, sieht man auf Längsschnitten eine subepidermale Spitzeninitiale.

Noch bevor aber dieses Stadium erreicht ist, fallen auf der Seite des Kelchblattsektors am Blütenkegel genetische Zellreihen auf, die durch Periklinalteilungen von drei bis vier benachbarten Zellen der dritten und vierten Schicht im Zentralmeristem entstanden sind (Abb. 5, 12). Dadurch verbreitern sich die Flanken des Blütenkegels in den Achseln der Sepalen stark. Oberhalb dieser genetischen Zellreihen, etwa vier bis sechs Zellen über der Achsel des Kelchblattes, erfolgt dann die Anlegung des Kelchstaubblattes mit zwei Periklinalteilungen in der zweiten Schicht (Abb. 6, 13). Die darunterliegenden Zellen der dritten Schicht teilen sich ebenfalls periklin; ihre Abkömmlinge treten in die Basis des Primordiums ein und bauen dort das Prokambium auf. Werden nun die Kronstamina angelegt, so besitzen sie nur einen fast halb so großen Basisdurchmesser wie die Kelchstamina (Abb. 7, 18). Sie entstehen unmittelbar über den Primordien der Petalen durch Periklinalteilungen in der zweiten Schicht. Etwas später teilen sich die darunterliegenden Zellen des Zentralmeristems und treten basal in die Anlage ein. Im Gegensatz zu dem Kelchstamen zeigt das Kronstaubblatt schon frühzeitig eine subepidermale Spitzeninitiale, die sich periklin-antiklin teilt.

Nachdem die Kronstamina angelegt sind, verbreitert sich der Blütenvegetationspunkt nicht mehr, wölbt sich dagegen ziemlich stark hoch (Abb. 8) und bildet über den Kronstamina die fünf Karpelle, deren Initialteilungen ebenfalls in der zweiten Schicht vor sich gehen (Abb. 19). Der kurze Abschnitt zwischen Kelchblatt und Kelchstamen, der durch die genetischen Zellreihen in tieferen Schichten gekennzeichnet ist (Abb. 12, 13), verändert sich zunächst nicht wesentlich. Nach dem Erscheinen der Kronstamina wächst er ungefähr in demselben Verhältnis wie die Kelchstamina und die übrigen Blütenorgane (Abb. 8, 14: Dr). In einem Stadium aber, in dem das Kronstaubblatt anfängt, seine Basisfläche zu vergrößern (Kelch- und Kronstamina haben in der adulten Blüte Insertionsflächen von gleicher Größe), beginnt auch

der Abschnitt unter den Kelchstamina, sich stark zu strecken. Er nimmt von einem Stadium (Abb. 9, 15) zu dem nächsten (Abb. 10, 16) beinahe um das Doppelte an Länge zu und schiebt so das Kelchstaubblatt auf ein Niveau über dem Kronstaubblatt. Diese Streckung durch starke Zellvermehrung geschieht verhältnismäßig spät: Die Stamina haben schon wohlausgebildete Antheren mit Pollenmutterzellen bzw. Pollentetraden. Gleichzeitig wölben sich die substaminalen Achsenabschnitte aufgrund von regen Periklinal- und Schrägteilungen vor, und es entstehen die Drüsen unter den Kelchstamina. Diese Drüsen haben somit keinerlei Zusammenhang mit den Kelchstamina und werden schon zur Zeit der Entstehung der Kelchstaubblätter angelegt. Der Diskus zwischen den Staubblättern und den Karpellen wird erst spät gebildet. An der Basis des reduzierten Gynoeceums bleibt eine schmale Zone von meristematischen Zellen, die hauptsächlich aus der Subepidermis hervorgegangen sind (Abb. 9, 20). Sie teilen sich sehr rasch periklin und antiklin, wodurch der ringförmige fünflappige Diskus vorgewölbt wird (Abb. 21), dessen Zellen im oberen Abschnitt nicht drüsig ausgebildet, sondern großlumig, stark vakuolisiert und zum Teil mit verdickten Wänden versehen sind. Zunächst entwickelt sich der Diskus nur auf den episepalen Sektoren (Abb. 9), so daß bei gleichzeitiger Erstarkung der Karpelle die Achseln der Kelch- und Kronstamina gleichweit vom Blütenmittelpunkt entfernt sind. Dann aber werden die Filamente der Kronstamina durch die später einsetzende Entwicklung der epipetalen Diskuslappen nach außen geschoben. Auf diese Weise stehen die Kronstamina schließlich nicht nur unterhalb, sondern auch außerhalb der Kelchstaubblätter (Abb. 1c).

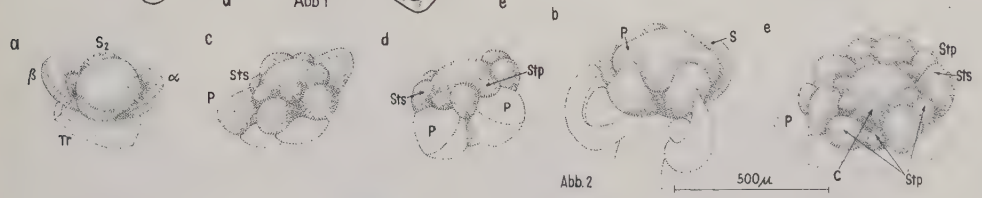
Klainedoxa gabonensis Pierre

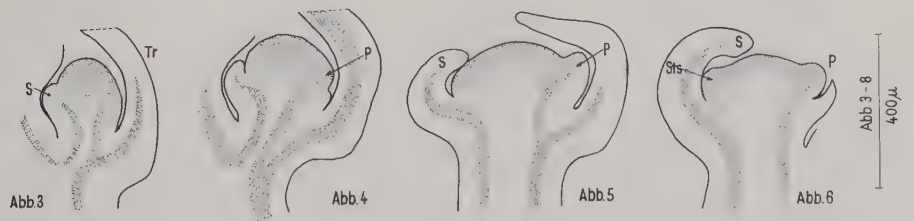
Leitbündelverlauf

Nach dem Erscheinen der fünf Kelch- und der fünf Kronblattnerven zweigen zunächst die fünf Bündel der Kelchstamina, darauf etwa 30 μ höher die fünf Bündel der Kronstamina vom Zentralzylinder ab (Abb. 22a). Etwas später ziehen episepal fünf Nerven nach außen, die sich verzweigen und den Diskus versorgen, der als mächtiges, zehnlappiges Gebilde zwischen Androeceum und Gynoeceum liegt. Als letztes erscheinen episepal die Dorsalmediani der fünf Karpelle. Im Zentrum bleibt ein Ring von fünf Leitbündelpaaren, den Lateralnerven der Karpelle, zurück, die nach der Versorgung der Samenanlagen epipetal paarweise miteinander verschmelzen und an der Basis des Griffels verschwinden, während die Dorsalmediani bis in die Narbenregion ziehen.

Die Filamente aller zehn Stamina werden ungefähr gleichzeitig vom Blütenboden frei (Abb. 22b), wobei aber die Kelchstamina etwas weiter außen stehen (Abb. 22c). *Klainedoxa* ist also nach dem Leitbündelverlauf und nach der Stellung der Staubblätter diplostemon.

Abb. 1a—e. Querschnitte in verschiedener Höhe durch eine Blütenknospe.
Abb. 2a—e. Primordialhöckerentwicklung.





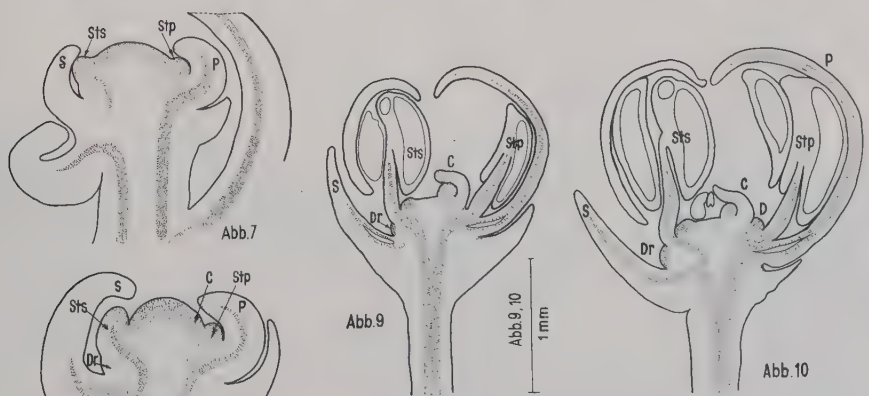
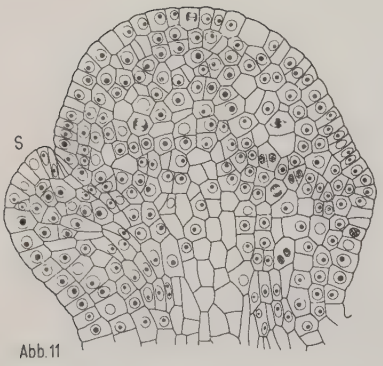
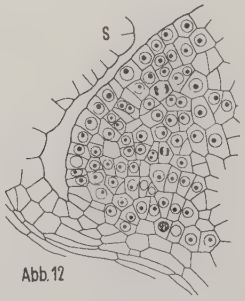


Abb. 3—10. Längsschnitte durch verschieden alte Blütenknospen.

Abb. 1—10. *Ailanthus giraldii* Dode.





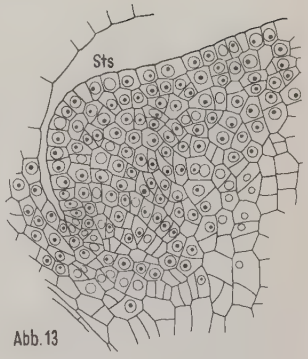
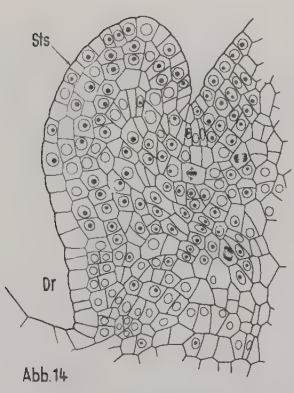
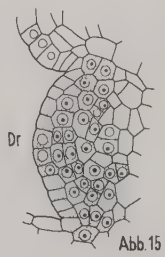


Abb. 11. Junges Blütenprimordium; Abb. 3 stärker vergrößert.





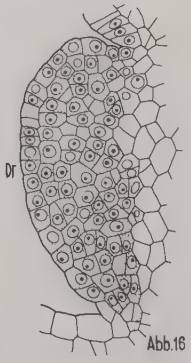
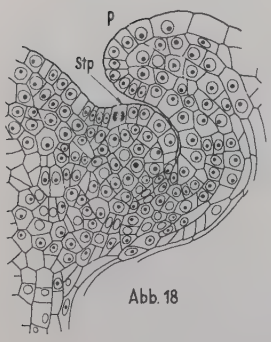
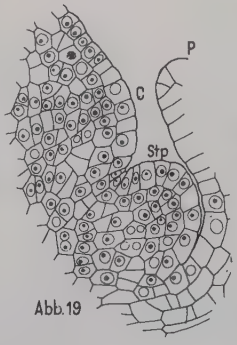
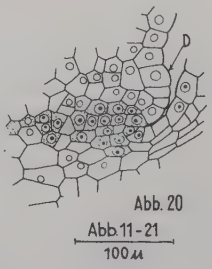


Abb. 12—16. Entwicklung des episepalen Sektors mit Kelchstaubblatt und substaminaler Drüse; Ausschnitte aus den Abb. 5, 6, 8—10.
Abb. 17—21. Entwicklung des epipetalen Sektors mit Kronstaubblatt und Diskuslappen. Ausschnitte aus den Abb. 4, 7, 8—10.







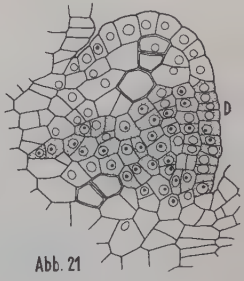


Abb. 11—21. *Ailanthus giraldii* Dode.

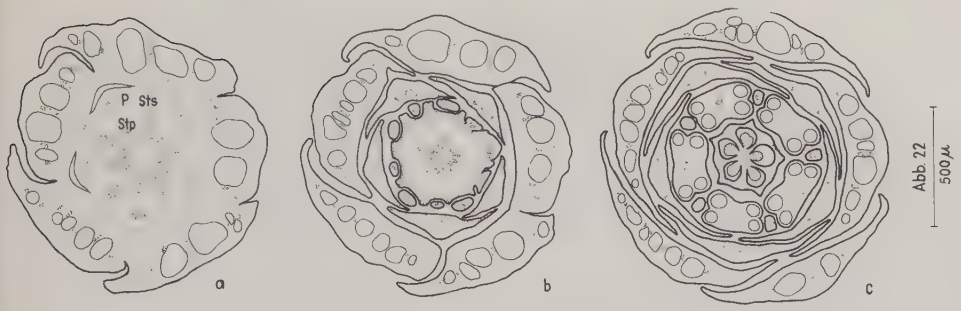
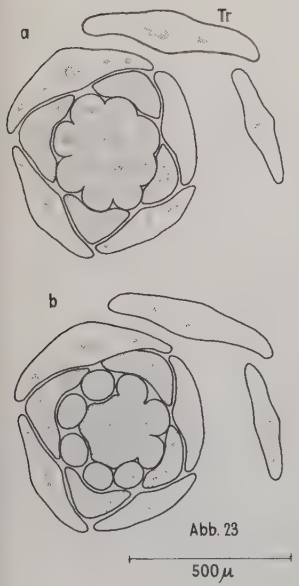


Abb. 22a—c. *Klainedoxa gabonensis* Pierre. Querschnitte in verschiedener Höhe durch eine Blütenknospe.



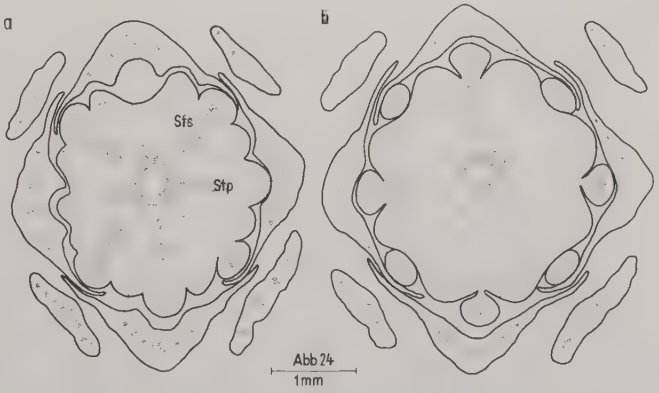
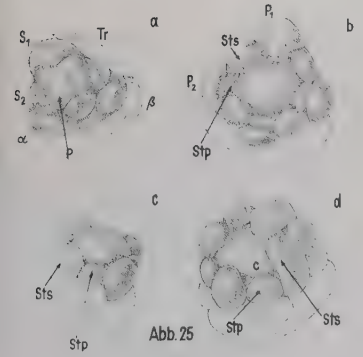


Abb. 23—25. *Ruta graveolens* L.
Abb. 23a, b. Querschnitte durch eine jüngere Knospe in verschiedener Höhe.
Abb. 24a, b. Querschnitte in verschiedener Höhe durch eine ältere Knospe.
Abb. 25a—d. Primordialhöckerentwicklung.



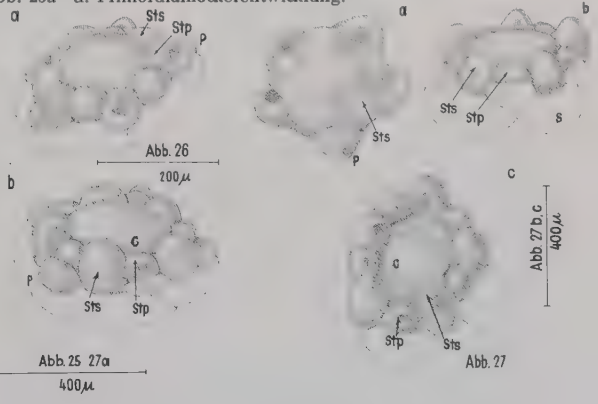


Abb. 26. *Choisya ternata* H. B. K. Primordialhöckerentwicklung.
Abb. 27. *Dictamnus albus* L. Primordialhöckerentwicklung.

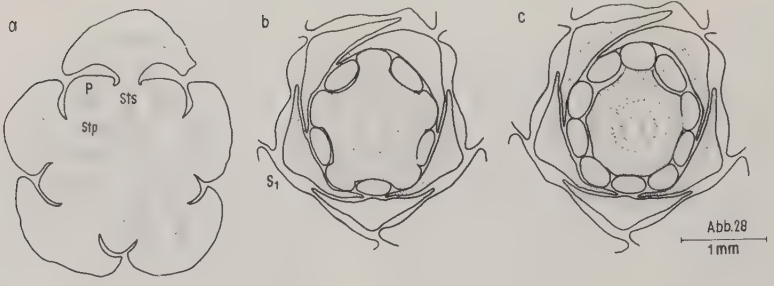
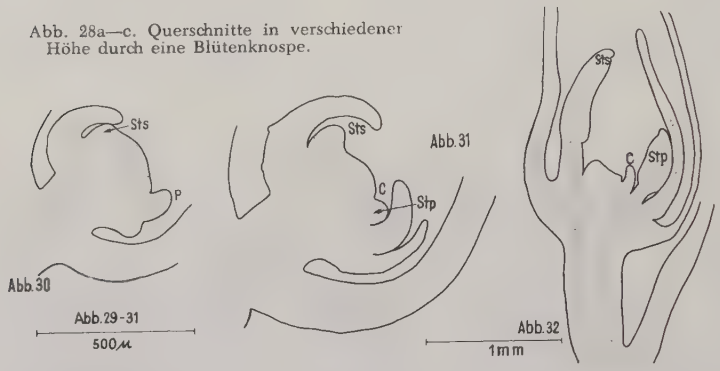


Abb. 28a—c. Querschnitte in verschiedener Höhe durch eine Blütenknospe.



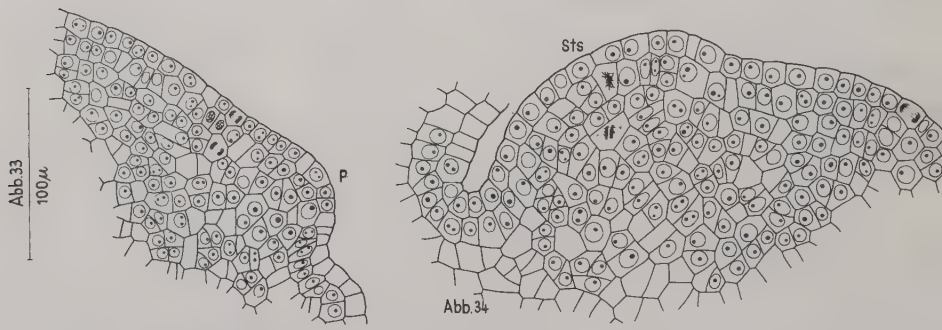


Abb. 29—32. Längsschnitte durch verschieden alte Blütenknospen.
Abb. 33. Junges Kronblattprimordium. Ausschnitt aus Abb. 29.
Abb. 34. Primordium eines Kelchstaubblattes. Ausschnitt aus Abb. 30.
Abb. 35. Anlegung des Kronstaubblattes. Ausschnitt aus Abb. 30.
Abb. 36. Älteres Kronstaubblatt und Entstehung des Karpells. Ausschnitt aus Abb. 31.

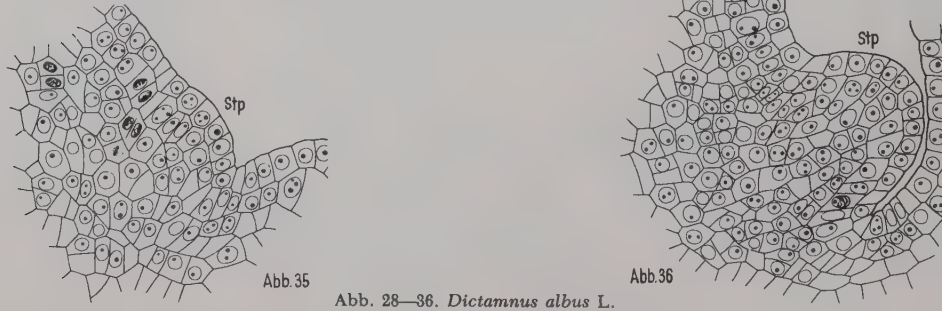


Abb. 28—36. *Dictamnus albus* L.

Irvingia grandifolia Engl.

Leitbündelverlauf

Diese Art zeigt die gleichen Verhältnisse im Leitbündelverlauf der Staubblätter wie *Klainedoxa gabonensis,* unterscheidet sich aber durch den Besitz von nur zwei Karpellen.

Rutaceae

Ruta graveolens L.

A. Leitbündelverlauf

Im Blütenstiel ist ein Ring von dicht gedrängten Leitbündeln zu sehen, von dem zuerst die vier Kelchblattbündel abgehen; an der Basis geben sie je zwei Lateralnerven ab, die sich sofort weiter verzweigen. Alternierend zu den Kelchblattbündeln erscheinen jetzt die Mittelnerven der Kronblätter, die an deren Basis ebenfalls je zwei sich noch weiter verzweigende Lateralnerven abgeben. Episepal werden nun die Kelchstaubblattbündel und sehr bald darauf die Kronstaubblattbündel in Alternanz zu ihnen abgegliedert (Abb. 24a). Der Niveauunterschied beträgt bei der gezeichneten Blüte etwa 70 μ, dem Insertionsunterschied der beiden Staubblattkreise entsprechend. Während die Staubblattbündel zur Peripherie des Blütenbodens ziehen, gibt der zentrale Leitbündelring episepal und epipetal zahlreiche kleine Bündel ab, die den Diskus versorgen (Abb. 24b). Zuletzt entstehen epipetal die Dorsalmediani der Karpelle, die, während sie nach außen wandern, eine Anzahl Lateralnerven abgeben und im Zentrum vier episepale Leitbündelkomplexe mit zur Mitte der Blüte gerichtetem Xylem zurücklassen. Diese vier Komplexe spalten sich später in je zwei Bündel, von denen sich immer zwei ursprünglich nicht zusammengehörige epipetal so an- und umordnen, daß das Xylem zur Plazenta hin liegt. Es handelt sich um die Ventralbündel der Karpelle, die zunächst die Plazenten und Samenanlagen versorgen und dann in den Griffel einziehen, wo sie in der Narbenregion verschwinden.

Ruta graveolens bietet also, was Anordnung der Leitbündel und Stellung der Stamina betrifft, ein diplostemones Bild.

B. Primordialhöckerentwicklung

An dem halbkugelförmigen Blütenprimordium entstehen die vier Kelchblätter in folgender Reihenfolge: Sepalum 1 schräg median vorne, Sepalum 2 zwischen dem α-Vorblatt und Sepalum 1, Sepalum 3 zwischen dem β-Vorblatt und Sepalum 1 und Sepalum 4 etwa median hinten (Abb. 25a). Es entstehen also nicht, wie bei Payer (1857) angegeben, zuerst die beiden medianen, dann die beiden transversalen Kelchblätter.

Als nächstes erscheinen die vier Petalen, und zwar nicht simultan, sondern das zwischen den Sepalen 1 und 2 liegende Petalum zuerst, darauf das zwischen den Sepalen 1 und 3 und zuletzt das zwischen den Sepalen 3 und 4 liegende (Abb. 25a, b). Jetzt werden die vier Primordien der Kelchstamina in

der gleichen Reihenfolge wie die Kelchblätter vorgewölbt, was an dem erheblichen Größenunterschied zwischen dem zuerst und dem zuletzt angelegten Staubblatt gut zu erkennen ist. Ihre Basen reichen bis in die Achsel der Kelchblätter, so daß sie also halb zwischen den Kronblättern liegen (Abb. 25c), die nicht so mächtig wie bei *Ailanthus* zu diesem Zeitpunkt ausgebildet sind. Die Kelchstamina wachsen schnell heran, das vor Sepalum 1 liegende Staubblatt hat bald die gleiche Größe wie das jüngste Kronblatt. Die Kronstamina werden nun genau wie bei *Ailanthus* als sehr kleine Höcker zwischen den Kelchstamina sichtbar (Abb. 25c). Der obere Rand ihrer Basisflächen liegt dabei wieder etwas tiefer als der der Kelchstaubblätter. Auch die Kronstamina entstehen nacheinander in der gleichen Reihenfolge wie die Petalen.

Der Blütenscheitel, der sich nach der Anlegung der vier Organkreise auch hier nicht mehr verbreitert, wölbt sich nun stark empor und bildet, während die Kelchstamina dicht über den Blütenkegel geneigt sind, epipetal die vier Karpelle (Abb. 25d). Die Petalen sind in ihrem Wachstum den Kronstamina immer voraus. Sie zeigen im Laufe der Entwicklung eine bevorzugt vertikale Ausdehnung ihrer Basisflächen, was besonders gut an den Kronblattnarben verschieden alter Knospenstadien zu sehen ist.

Dictamnus albus L.

A. Leitbündelverlauf

Der Blütenstiel zeigt einen Ring von dicht gedrängten Leitbündeln. Von ihm zweigen zehn Bündel gleichzeitig ab: Die fünf Kelchblattmittelnerven und fünf damit alternierende Bündel, die nach Abgabe der Kelchlateralnerven die Petalen versorgen, innerhalb deren sie sich noch weiter verzweigen. Wiederum etwa gleichzeitig erscheinen nun die zehn Staminalbündel (Abb. 28a). Diese lassen auf ihrem Wege nach außen mehrere kleine Bündel zurück, die sich rasch verzweigen und den Diskus innervieren. Eine Anzahl dieser Bündel, zu denen noch einige weitere kommen, die vom Zentralzylinder abgegeben werden, zieht in die fünf Karpelle ein. Die fünf Ventralmediani werden durch Umformung aus dem Zentralzylinder gebildet und teilen sich in je zwei Ventralbündel, wenn die Karpelle frei werden. Die Leitbündel der Kelchstamina stehen zunächst etwas außerhalb der Kronstaubblattbündel. Dennoch aber trennen sich die Filamente der Kronstamina früher vom Blütenboden (Abb. 28b, c). Der Insertionsunterschied beträgt bei der abgebildeten Blüte 20 µ.

Dictamnus albus zeigt also schwache Obdiplostemonie.

B. Primordialhöckerentwicklung

(Abb. 27a—c)

Das ungegliederte Blütenprimordium ist nicht so stark gewölbt wie bei *Ruta graveolens*. An ihm werden die fünf Sepalen in einer $^2/_5$-Schraube ausgegliedert, mit Sepalum 2 median hinten. Die übrigen Organkreise werden

zwar simultan, sonst aber in derselben Reihenfolge wie bei *Ruta* angelegt. Ein geringer Unterschied besteht jedoch darin, daß die Kelchstamina beim Erscheinen der Kronstamina ganz besonders mächtig sind und sehr weit am Blütenkegel hinaufreichen (Abb. 27b). Dadurch liegen die Kronstamina im Verhältnis noch etwas tiefer als bei *Ruta*. Die Zygomorphie bildet sich in den Knospen erst ziemlich spät aus. Die epipetal erscheinenden Primordien der Karpelle sind zunächst kleiner als bei *Ruta* (Abb. 27c).

C. Histogenese

Das junge Blütenprimordium besitzt ein Dermatogen und ein gut abzugrenzendes Subdermatogen, das allerdings hier und da einige periklin geteilte Zellen aufweist. Kelch und Krone entstehen wie gewöhnlich durch Periklinalteilungen im Subdermatogen (Ab. 33, vgl. auch Abb. 29). Etwas später als die Kronblattanlagen werden die Primordien der Kelchstamina sichtbar, und zwar zunächst durch mehrere benachbarte Periklinalteilungen in der dritten Schicht, denen dann ebensolche im Subdermatogen an der gesamten Peripherie des Höckers folgen (Abb. 30, 34). Dieser zieht sich bis weit auf den Blütenscheitel hinauf, so daß sein oberer Rand etwas höher liegt als die sehr kleine Anlage des Kronstaubblattes, die bald unmittelbar über dem Kronblattprimordium erscheint (Abb. 35). Den ersten Anlaß zur Vorwölbung geben auch hier ungefähr zwei periklin geteilte Zellen in der dritten Schicht, erst dann treten auch Querwände im Subdermatogen auf. Der Anteil, den die dritte Schicht am Aufbau der Stamina hat, ist also recht groß.

Wenn das Kronstaubblattprimordium etwas herangewachsen ist, so kündigt sich über demselben das Karpell durch eine Periklinalteilung im Subdermatogen an (Abb. 31, 36).

Der Diskus entsteht wie bei *Ailanthus* erst spät, hauptsächlich aus schon vakuolisierten Zellen der Subepidermis an der Basis des Gynoeceums. In Abb. 32 zum Beispiel ist von dem Diskus noch nichts zu sehen, obwohl die Stamina schon Antheren besitzen.

Choisya ternata H. B. K.

A. Leitbündelverlauf

Die Blüten zeigen wechselnde Zahlen der Blütenglieder, besonders im Androeceum. Die in Abb. 37 gezeigte Knospe hat die Blütenformel: K4 C4 A6+4 G5. Während vor jedem der vier Petalen je ein Kronstaubblatt und vor den Sepalen 3 und 4 je ein Kelchstaubblatt steht, befinden sich vor den Sepalen 1 und 2 je zwei Kelchstamina (Abb. 37b). Die beiden vor Sepalum 2 liegenden Kelchstamina werden von Bündeln versorgt, die unabhängig voneinander aus der Stammstele entspringen; die beiden vor Sepalum 1 stehenden Kelchstamina dagegen besitzen zunächst ein gemeinsames Leitbündel, das sich später radial teilt (Abb. 37a). Der Leitbündelverlauf ist sonst dem von *Dictamnus* sehr ähnlich, nur werden die Nerven der Kronstamina etwas früher ab-

gegliedert als die der Kelchstaubblätter. Die Filamente der vier Kronstamina und die der in der Mediane liegenden Kelchstamina werden etwa gleichzeitig frei, während die in der Transversalebene stehenden Staubblätter sich erst etwas weiter oben vom Blütenboden trennen (Abb. 37b).

B. Primordialhöckerentwicklung

Choisya verhält sich ähnlich wie *Ruta* und *Dictamnus*, mit der Ausnahme, daß die Petalen kein so starkes Längenwachstum zeigen und daher bald hinter den Kronstamina zurückbleiben (Abb. 26a+b).

C. Histogenese

Die histogenetische Entwicklung der Blütenorgane unterscheidet sich nicht wesentlich von der bei *Dictamnus* (Abb. 38, 40, 41). Die Kelchstaubblatthöcker ziehen sich zwar weniger weit am Blütenscheitel empor, dafür aber hat das Kronblattprimordium eine kleinere Basisfläche, so daß das Kronstaubblatt im Endeffekt noch etwas weiter außen liegt als bei *Dictamnus* (Abb. 39).

Correa speciosa Ait.

Leitbündelverlauf

Correa zeigt einen sehr ähnlichen Leitbündelverlauf wie *Dictamnus* und *Choisya*. Die Obdiplostemonie ist allerdings wesentlich stärker ausgeprägt (Abb. 42). Die Bündel der Kronstamina zweigen ebenso wie ihre Filamente ungefähr 60 μ tiefer ab als die Bündel bzw. Filamente der Kelchstamina (vgl. Abb. 42a+b).

Agathosma imbricata (L.) Willd.

A. Leitbündelverlauf

Die Bündel der Kelchblätter erscheinen in quincuncialer Reihenfolge. Danach werden die gemeinsamen Nerven der Petalen und der zipfelförmigen Staminodien und etwas später, nicht streng episepal, die Nerven der Kelchstamina sichtbar. Kurz darauf trennen sich die sehr kleinen Bündel der Staminodien von denen der Petalen. Die Nerven der Kelchstamina und der Staminodien stehen im Blütenboden zunächst in einem Kreis. Dann rücken die Bündel der Kelchstaubblätter jedoch nach außen (Abb. 43a), und nachdem deren Filamente und die Staminodien frei geworden sind, stehen die Staminodien deutlich innen (Abb. 43b). *Agathosma imbricata* ist also diplostemon.

B. Primordialhöckerentwicklung

Kelch, Krone und Kelchstamina entstehen wie bei den schon beschriebenen Arten. Die Primordien der epipetalen Staminodien erscheinen erst spät. Zu diesem Zeitpunkt sind die Kelchstamina schon sehr umfangreich und stoßen an ihrer Basis seitlich fast aneinander (Abb. 44a). (Ähnliche räumliche Verhältnisse herrschten bei *Ailanthus* in bezug auf die Petalen.) Platz zur Anlegung der Staminodien ist also nur oberhalb und auf Lücke der Kelchstamina,

und hier erscheinen dann auch ihre sehr kleinen Primordien an den Flanken des fast ebenen Blütenscheitels. Dieser wölbt sich etwas später empor und bildet die Karpelle, meist in der Dreizahl, ungefähr über dreien der Kelchstamina (Abb. 44b). Nach der Anlegung der Karpelle verbreitert sich der Blütenboden, und durch starkes gemeinsames Wachstum der Organbasen entsteht um den Fruchtknoten herum der Blütenbecher.

Die Kelchstamina liegen von einem gewissen Alter ab in einer Richtung schraubig gedreht in der jungen Knospe, so daß sie auf Längsschnitten nicht in ihrer ganzen Länge median zu treffen sind. (Siehe auch Abb. 45—48.)

Vergleichende Betrachtung

Ruta, Dictamnus und *Choisya* zeigen bei der Anlegung der Organkreise ungefähr dieselben Verhältnisse. Die fertige Blüte ist bei *Ruta* aber diplostemon, während *Dictamnus* und *Choisya* schwach obdiplostemone Blüten aufweisen. Wie diese Unterschiede zustande kommen, wird deutlich, wenn man die Basisdurchmesser der Kelchstamina, der Petalen und der Kronstamina auf Längsschnitten durch verschieden alte Knospen mißt und vergleicht.

Dabei ergab sich für *Ruta*, daß sich die Basisdurchmesser der Kelch- und Kronstamina etwa in demselben Maße verlängern, während der Basisdurchmesser der Petalen gleichzeitig mindestens zwei- bis dreimal so schnell wächst. Dadurch werden die Kronstamina in die Höhe gehoben, so daß sich beide Staminalkreise zunächst auf dem gleichen Niveau befinden (Abb. 23a, b), die Kronstaubblätter später aber sogar etwas höher stehen als die Kelchstaubblätter (Abb. 24a, b). Bei drei verschieden alten Stadien wurden auf Längsschnitten die Zellen längs des Basisdurchmessers der Petalen gezählt, und dabei stellte es sich heraus, daß besonders die obere Hälfte durch Zellvermehrung an dem vertikalen Wachstum beteiligt ist.

Die Zellen oberhalb des Leitbündels seien mit „o", die des Leitbündels selber mit „l" und die unterhalb des Leitbündels mit „u" bezeichnet; dann ergab sich für die drei Gewebezonen folgender zellenmäßiger Zuwachs:

Stadium	o	l	u
I	3	6	5
II	7	9	6
III	8	12	6

Die Zellen des Bereiches „u" zeigten während der Stadien II und III schon stärkeres Streckungswachstum, was bei den Zellen der Blattoberseite erst später auftrat.

Für *Choisya* ergab sich folgendes: Der Basisdurchmesser der Petalen wächst zunächst gegenüber dem der Staubblätter sehr langsam, später einige Zeit lang etwas rascher und läßt dann im Wachstum wieder nach. Die Kronstamina werden auf diese Weise zwar etwas in die Höhe geschoben, bleiben aber immer noch unterhalb der Kelchstamina.

Bei *Dictamnus* endlich wachsen die Basisdurchmesser aller drei Organkreise ungefähr gleich stark, so daß annähernd die Verhältnisse, wie sie bei der Organanlegung herrschten, erhalten bleiben.

Geraniaceae

Geranium phaeum L.

Leitbündelverlauf

Die Stele des Blütenstieles besteht aus fünf bis sechs Leitbündeln. Von ihr zweigen ungefähr gleichzeitig zehn Bündel ab: Die fünf Kelchmittelnerven und fünf damit alternierende Bündel, die sich in die Lateralnerven immer zweier benachbarter Sepalen aufspalten. Während die Kelchmediani nach außen ziehen, geben sie radial nach innen fünf Leitbündel ab (Abb. 49a), die sich bald unregelmäßig verzweigen und die unmittelbar über den Achseln der Sepalen gelegenen Drüsen versorgen (Abb. 49b). Etwa zur gleichen Zeit wie diese fünf Drüsenbündel-Komplexe werden die fünf Nerven der Petalen ausgegliedert, die sich an der Basis der Organe weiter verzweigen. Nun werden die zehn Staminalbündel auf gleicher Höhe sichtbar; die episepalen liegen aber etwas weiter innen, da sie viel steiler verlaufen (Abb. 49b). Die Filamente der Kelchstamina entspringen dann 90 μ bis 100 μ oberhalb der Kronstamina (Abb. 49c, d). Im Zentrum des Blütenbodens bleiben fünf epipetale Leitbündelkomplexe zurück, von denen jeder sich in drei Bündel aufspaltet: In ein äußeres, den Dorsalnerven eines Karpells und zwei innere. Diese geben nach innen zu je ein Bündel ab, insgesamt also zehn Bündel, die sofort epipetal paarweise miteinander verschmelzen. Von den zurückbleibenden zehn Bündeln zweigen nach innen nun noch einmal zehn Bündel ab, die wiederum paarweise, aber episepal verschmelzen. Aus den anfänglichen fünf Leitbündelkomplexen sind nun also vier Kreise entstanden: Der innerste besteht aus fünf epipetalen Nerven, den Ventralmediani (Abb. 49c: 1), der zweite aus fünf damit alternierenden Bündeln, den Kommissuralnerven (Abb. 49c: 2), der dritte aus zehn mit den vorigen alternierenden Bündeln, den Lateralnerven (Abb. 49c: 3), und der äußerste aus fünf epipetalen Bündeln, den Dorsalmediani der Karpelle (Abb. 49c: 4). Die Lateralnerven des dritten Kreises verschmelzen zum Teil später mit den Ventralmediani, die sich in Höhe der Samenanlagen in je zwei Plazentarbündel spalten, oder sie ziehen einige Zeit lang im Gynoeceum weiter, wo sie dann gleichzeitig mit den Plazentarnerven verschwinden. Im obersten Bereich des Fruchtknotens teilen sich die episepalen Bündel wieder in je zwei Lateralnerven, die an der Basis der Narbenäste paarweise mit den fünf Dorsalmediani verschmelzen.

Geranium phaeum zeigt also nach der Stellung der Stamina und nach dem Leitbündelverlauf Obdiplostemonie.

Geranium nodosum L.

A. Leitbündelverlauf

Unterschiede zu *Geranium phaeum* ergeben sich dadurch, daß die

Bündel der Petalen und der Kronstamina fast zusammen ausgegliedert werden. Außerdem werden die Nerven der Kelchstaubblätter erst etwas später sichtbar als die der Kronstaubblätter.

B. Primordialhöckerentwicklung

An dem schwach gewölbten Blütenprimordium werden die Sepalen in einer $^2/_5$-Schraube, mit Sepalum 2 median hinten, gebildet (Abb. 50a). Danach flacht sich der Blütenkegel ab und wölbt sich zwischen den Kelchblättern vor, so daß ein oben ebener, pentagonaler Sockel entsteht (Abb. 50b). Diese fünf Ecken stellen die ersten Anlagen der Petalen dar, die lange Zeit sehr klein bleiben und anfänglich leicht zu übersehen sind. Kurz darauf erscheinen die Kelchstamina über den Achseln der Sepalen und zwischen ihnen, nur ganz wenig später, die Kronstaubblätter, die fast ebenso groß wie die Kelchstamina angelegt werden und mit den winzigen Primordien der Petalen einen Höcker zu bilden scheinen. Die Kronstamina werden also auch hier, wie bei *Ailanthus* und *Ruta,* zwischen den Kelchstamina angelegt, wobei die Basismittelpunkte beider ungefähr in einem Kreis liegen. Allmählich werden jetzt auch die Primordien der Kronblätter deutlich erkennbar (Abb. 50c, d), und wenn nun nach einem längeren Zeitraum epipetal die fünf Karpelle entstehen (Abb. 50e), sind sie zu zipfelförmigen Gebilden herangewachsen.

C. Histogenese

Junge Blütenprimordien besitzen ein Dermatogen, dessen Zellen sich nur antiklin teilen, und ein Subdermatogen, das sich zwar gegen das Zentralmeristem abgrenzen läßt, aber sehr häufig periklin geteilte Zellen aufweist.

Die Sepalen werden wie gewöhnlich durch eine Periklinalteilung im Subdermatogen angelegt und wachsen heran ohne nennenswerte Beteiligung tieferer Schichten (vgl. Abb. 51). Danach beginnt der Abflachungsprozeß des Blütenscheitels, indem dieser stärker in die Breite als in die Höhe wächst (Abb. 52, 59). Der so entstehende Sockel bildet zunächst an der steil abfallenden alternisepalen Seite eine geringe Vorwölbung, die Anlage des Petalums, die wie gewöhnlich durch eine periklin geteilte Zelle im Subdermatogen entsteht (Abb. 53, 60). Gleich darauf wird das Kelchstaubblatt und wenig später das Kronstaubblatt sichtbar (Abb. 54, 61). Beide nehmen den Raum von dem unter ihnen liegenden Sepalum bzw. Petalum bis zur Höhe des Scheitelplateaus ein und entstehen im Subdermatogen, während die äußerste Schicht des Zentralmeristems nur in die Basen der Stamina eintritt.

Zwischen der Anlegung der Staubblätter und der Karpelle ist nun ein längeres Zeitintervall eingeschaltet, während dessen der Blütenscheitel durch stärkeres vertikales Wachstum des Zentralmeristems wieder etwas emporgewölbt wird (Abb. 55, 62); gleichzeitig sind im Subdermatogen besonders viele periklin geteilte Zellen zu erkennen, die aber nur wenig zur Erhöhung des Blütenscheitels beitragen. Vermehrte Periklinal- und Antiklinalteilungen

im Subdermatogen über dem Kronstamen zeigen dann schließlich die Entstehung des Karpells an (Abb. 56, 63).

Interessant ist nun wieder das weitere Verhalten der Staubblätter. Denn wir sehen ja, daß das Blütenprimordium nicht obdiplostemon war, wohingegen die ältere Knospe Obdiplostemonie zeigt. Das kommt folgendermaßen zustande: Während das Kelchstaubblatt fast senkrecht in die Höhe wächst, entwickelt sich das Kronstamen schräg nach außen. Zunächst stehen die oberen Basisränder der Kelch- und der Kronstamina etwa gleich hoch am Blütenscheitel (Abb. 55, 62). Wenn dieser sich aber aufzuwölben beginnt, erkennt man, daß sich das Subdermatogen in der Achsel des Kelchstaubblattes aufspaltet: Die Achsel wächst mit dem Blütenscheitel in die Höhe (Abb. 62, 64, 65). In der Achsel des Kronstaubblattes dagegen bleibt das Subdermatogen vorläufig einschichtig (Abb. 62, 63), das Karpell wächst unabhängig vom Kronstaubblatt empor, so daß dieses allmählich immer weiter unterhalb des Kelchstaubblattes am Blütenscheitel zurückbleibt (Abb. 57). Gleichzeitig aber wächst das Kronstamen mit dem darunterliegenden Achsenmeristem horizontal nach außen (Abb. 58); auf diese Weise wird der räumliche Abstand zwischen Karpell und Kronstaubblatt immer größer, bis ein kurzes Internodium entsteht, das durch Periklinalteilungen in der Subepidermis und wenigen darunter gelegenen Zellen leicht nach außen gewölbt wird. So stehen also die Kronstamina schließlich nicht nur tiefer am Blütenboden als die Kelchstamina, sondern auch außerhalb derselben (Abb. 58).

Zu diesen Stellungsverschiebungen trägt gleichfalls die schon frühzeitige Entwicklung der unter den Kelchstaubblättern liegenden Drüsen bei. Diese entstehen aus einem wenige Zellen umfassenden Achsenabschnitt (Abb. 64, 65) unterhalb der Kelchstamina, der erst nach der Anlegung der Karpelle deutlich erkennbar wird, indem er sich durch einige periklin geteilte Zellen in der dritten Schicht etwas nach außen wölbt (Abb. 65: Dr). Durch weitere Teilung und anschließende Streckung dieser Zellen wird das Filament des Kelchstaubblattes am Blütenboden in die Höhe geschoben. Die Subepidermis, die sich bisher nur antiklin teilte, wird nun im unteren Bereich des Achsenabschnittes zweischichtig und bildet durch rege Teilungen, denen sich auch Abkömmlinge der dritten Schicht anschließen, das Drüsengewebe unterhalb der Kelchstamina (Abb. 67: Dr).

Erodium moschatum (L.) L'Hér.

Leitbündelverlauf

Der Leitbündelverlauf ist dem von *Geranium phaeum* sehr ähnlich, mit dem Unterschied, daß die Lateralnerven der Sepalen paarweise kurz mit den Bündeln der Petalen vereint sind und daß die Leitbündel der Staminodien, die sehr klein sind und nach wenigen Querschnitten wieder verschwinden, mit den Nerven der Petalen zusammen von der Stammstele abgegeben werden (Abb. 68).

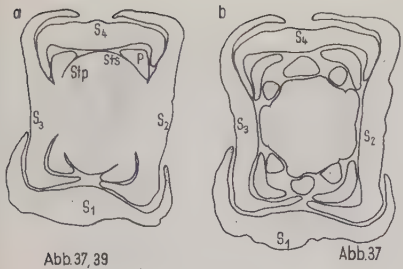
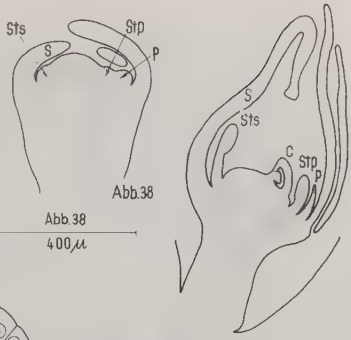
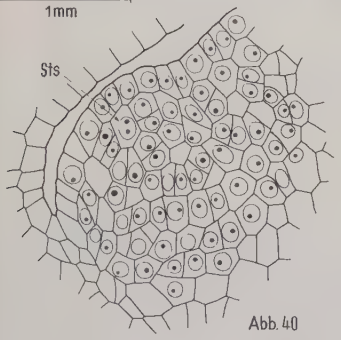
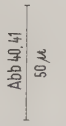


Abb. 37—41. *Choisya ternata* H. B. K.
Abb. 37a, b. Querschnitte in verschiedener Höhe durch eine Blütenknospe.
Abb. 38—39. Längsschnitte durch verschieden alte Blütenknospen.
Abb. 40. Junges Kelchstaubblattprimordium. Ausschnitt aus Abb. 38.







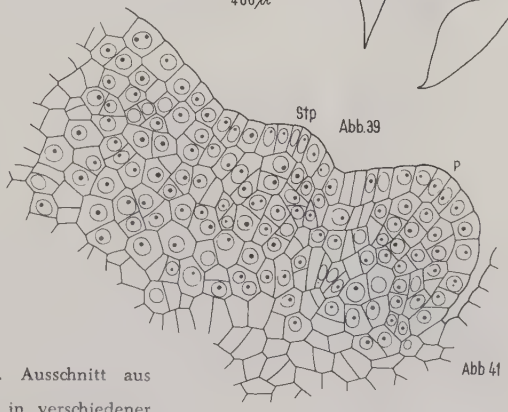
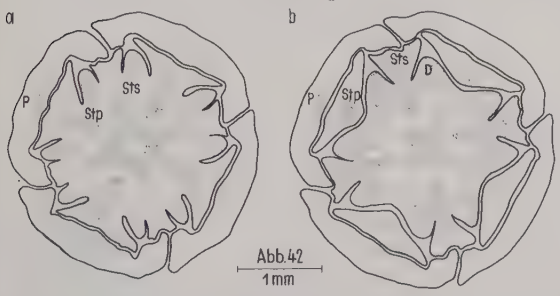


Abb. 41. Junges Kronstaubblattprimordium. Ausschnitt aus Abb. 38.
Abb. 42. *Correa speciosa* Ait. Querschnitte in verschiedener Höhe durch eine Blütenknospe.



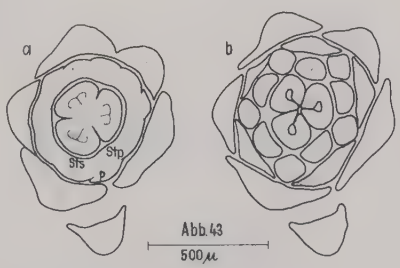
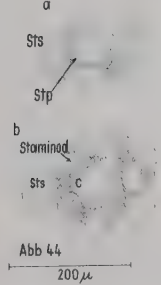
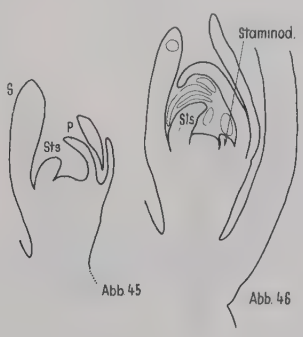
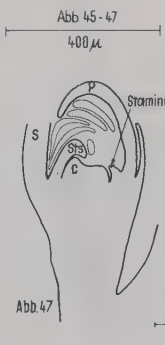


Abb. 43—48. *Agathosma imbricata* (L.) Willd.
Abb. 43. Querschnitte durch eine Blütenknospe in verschiedener Höhe.
Abb. 44a, b. Primordialhöckerentwicklung.
Abb. 45—48. Längsschnitte durch verschieden alte Blütenknospen.







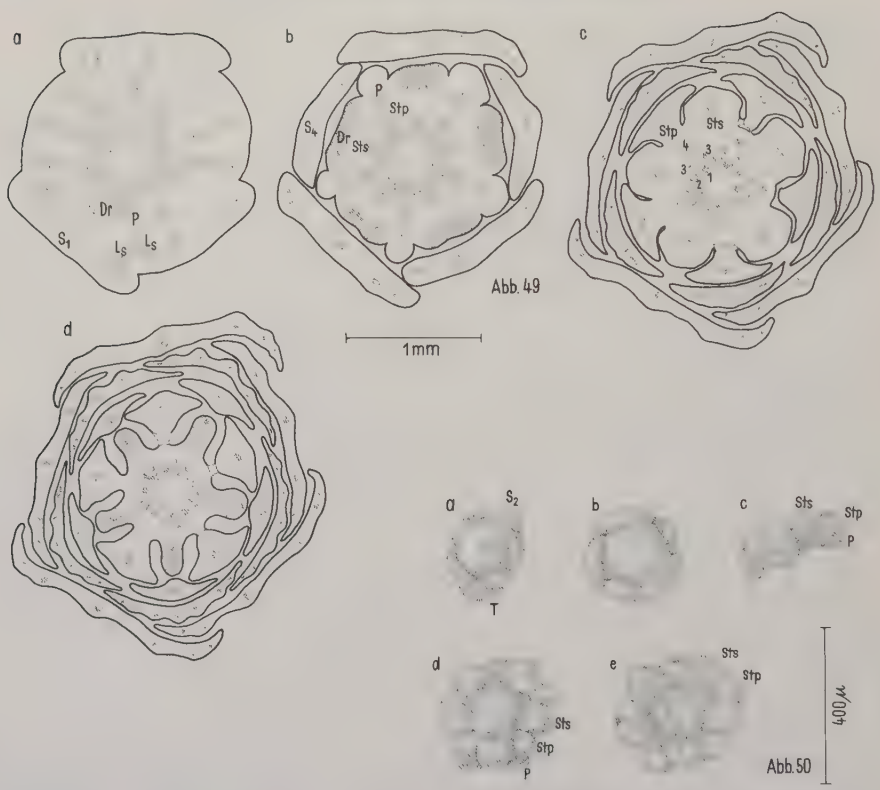
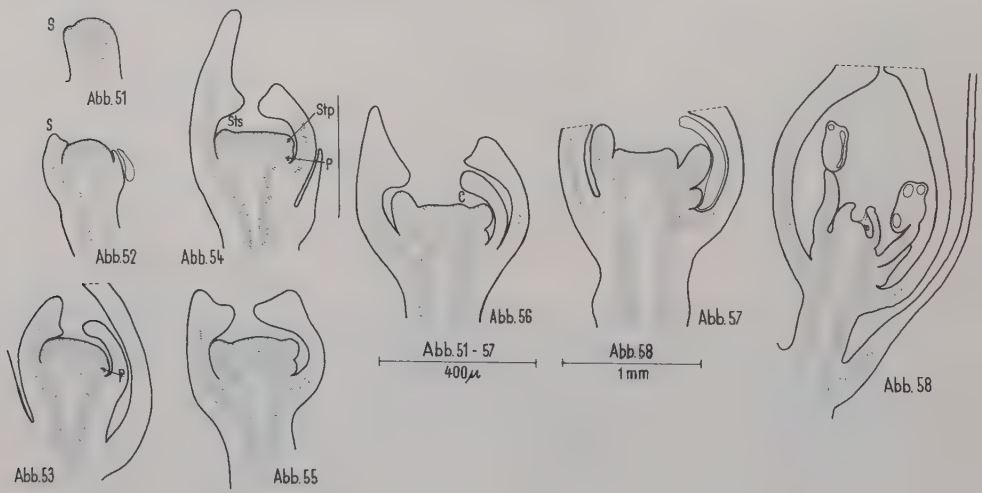
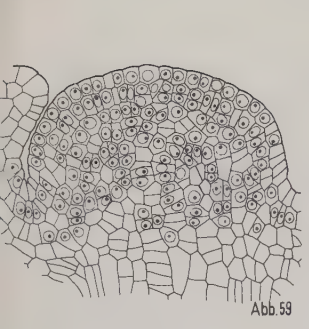
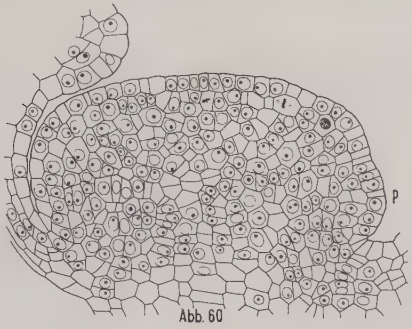


Abb. 49a—d. *Geranium phaeum* L. Querschnitte in verschiedener Höhe durch eine Blütenknospe.
Abb. 50—58. *Geranium nodosum* L.
Abb. 50a—e. Primordialhöckerentwicklung.
Abb. 51—58. Längsschnitte durch verschieden alte Blütenknospen.







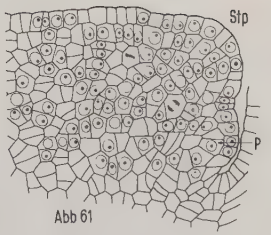
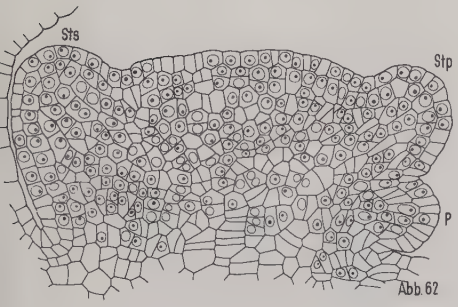
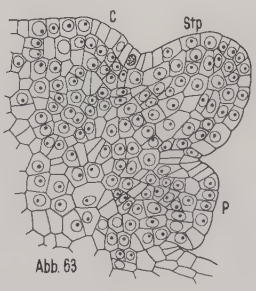


Abb. 59—67. *Geranium nodosum* L.
Abb. 59. Blütenapex nach der Bildung der Sepalen. Ausschnitt aus Abb. 52.
Abb. 60. Entstehung des Petalums. Ausschnitt aus Abb. 53.
Abb. 61. Junges Kronstaubblattprimordium. Ausschnitt aus Abb. 54.





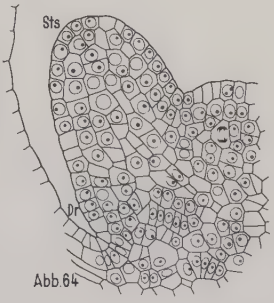
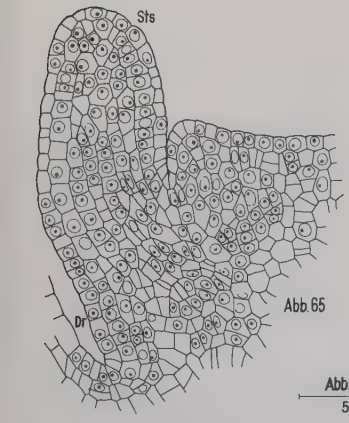
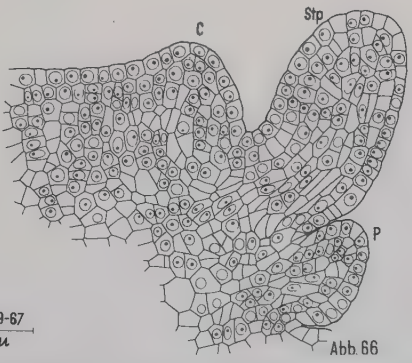


Abb. 62. Ausschnitt aus Abb. 55.
Abb. 63. Entstehung des Karpells. Ausschnitt aus Abb. 56.
Abb. 64. Beginnende Drüsenentwicklung an der Basis des Kelchstaubblattes. Ausschnitt aus Abb. 56.





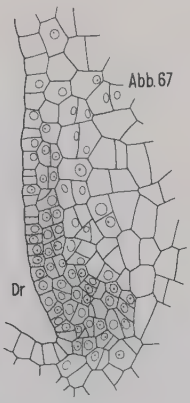


Abb. 59-67
50 µ

Abb. 65. Kelchstaubblatt und fortschreitende Drüsenentwicklung. Ausschnitt aus Ab. 57.
Abb. 66. Kronblattsektor. Ausschnitt aus Abb. 57.
Abb. 67. Drüse unterhalb des Kelchstaubblattes. Ausschnitt aus Abb. 58.

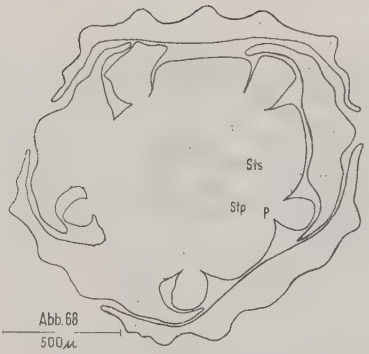


Abb. 68. *Erodium moschatum* (L.) L'Hér. Querschnitt durch eine Blütenknospe.

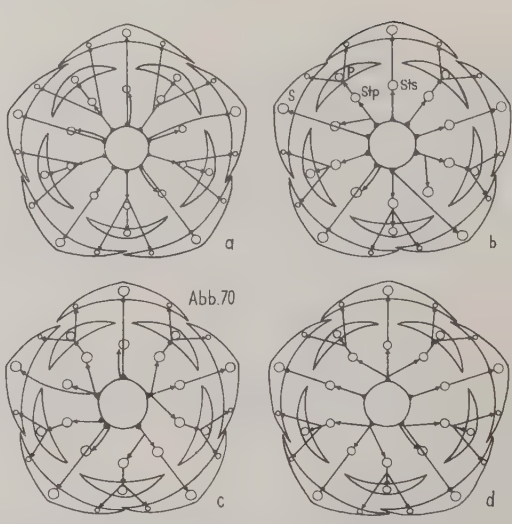


Abb. 69. *Monsonia biflora* DC. Querschnitt durch eine Blütenknospe.

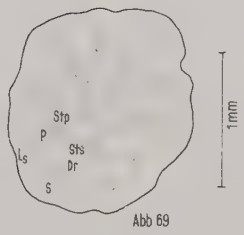


Abb.71

Abb. 70—78. *Zygophyllum fabago* L.

Abb. 70a—d. Schematische Darstellung des Leitbündelverlaufes von vier verschiedenen Blütenknospen.

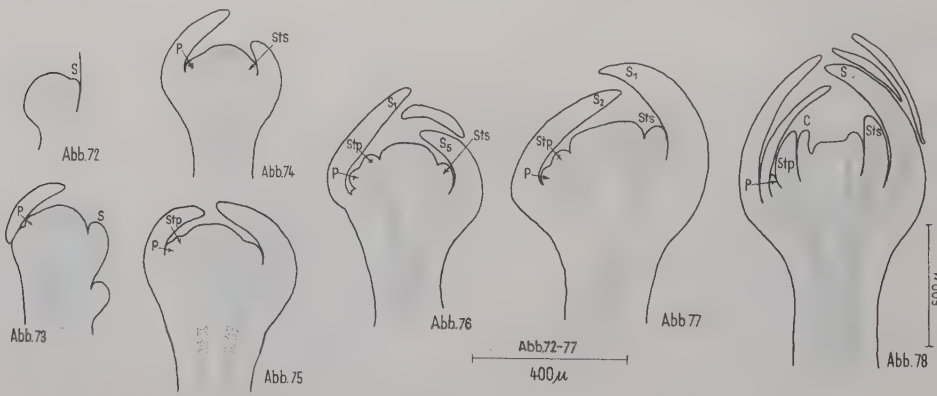


Abb. 71. Blütenknospe, Sepalen entfernt.

Abb. 72—78. Längsschnitte durch verschieden alte Blütenknospen.

Monsonia biflora DC.

Leitbündelverlauf

Die Blüte hat die Formel: K5 C5 A5+10 G5; vor den Petalen stehen also je zwei Staubblätter.

Von der Stammstele, die aus fünf Leitbündeln besteht, werden gleichzeitig zehn Bündel abgegeben: Fünf kleinere sind die Kelchblattmittelnerven, fünf damit alternierende größere enthalten je zwei Kelchlateralnerven, den Kronblattmittelnerv und die Nerven der epipetalen Staubblattpaare. Wenn die Kelchlateralia von den alternisepalen Bündeln abgegeben werden, erscheinen episepal die Nerven der Kelchstamina. Etwas weiter oben trennen sich die Bündel der epipetalen Stamina von denen der Kronblätter, und die Kelchmittelnerven geben je ein bis zwei kleine Bündel ab (Abb. 69), die sich weiter verzweigen können, aber schon unterhalb der Basis der Sepalen verschwinden. Die fünf im Zentrum zurückbleibenden epipetalen Leitbündelkomplexe gliedern sich in fünf äußere Bündel, die Dorsalmediani der Karpelle, zehn episepale Leitbündelpaare, die Lateralnerven, und fünf innere, epipetale und inverse Bündel, die Ventralmediani und späteren Plazentarbündel.

Zygophyllaceae

Zygophyllum fabago L.

A. Leitbündelverlauf

Der Leitbündelverlauf von *Z. fabago* ist sehr variabel und zum Teil ziemlich abgeleitet.

Die ursprüngliche Form ist die, daß der Stammstele gleichzeitig zehn Leitbündel entspringen (Abb. 70a). Fünf werden die Kelchmittelrippen, die kurz mit den Bündeln der Kelchstamina verschmolzen sein können oder wenigstens beinahe gleichzeitig mit ihnen abgegeben werden, die anderen fünf, mit den vorigen alternierenden Leitbündel, enthalten die Lateralnerven zweier benachbarter Sepalen, die früher oder später abzweigen können, die Kronstaubblattnerven und die Nerven der Petalen.

Der am stärksten abgeleitete Typ (Abb. 70d) ist der, daß nur fünf Bündel der Stammstele episepal entspringen, von denen zwei sich später in Kelchstaubblatt- und Kelchblattnerv trennen. Zwei weitere spalten sich in je drei Bündel auf; davon besteht das mittlere aus den zunächst vereinigten Nerven der Kelchblätter und der Kelchstamina, die beiden seitlichen geben zuerst ein Kronstaubblattbündel ab, darauf die Lateralnerven zweier benachbarter Sepalen und versorgen dann die Petalen. Das fünfte der episepalen Bündel spaltet sich in nur zwei Nerven auf, von denen der eine in das Sepalum zieht und auf seinem Wege nach außen das Bündel des Kelchstaubblattes zurückläßt, wenn dieses nicht unabhängig aus der Stammstele entspringt (Abb. 70d). Der andere Nerv enthält ein Kronstaubblattbündel, ein Kronblattbündel und die Lateralnerven zweier benachbarter Kelchblätter.

Zwischen diesen beiden Typen gibt es alle nur möglichen Übergänge, so daß fast jede der untersuchten Knospen einen anderen Leitbündelverlauf zeigte (Abb. 70b, c).

Die Bündel der zehn Stamina stehen ungefähr in einem Kreis, und die Filamente werden dementsprechend gleichzeitig frei. In der Mitte des Blütenbodens bleibt ein Leitbündelring zurück, der sich in zehn Leitbündel umordnet: Fünf äußere epipetale, die nach Abgabe zweier Lateralnerven zu den Dorsalmediani der Karpelle werden, und fünf innere episepale Doppelbündel, von denen aus später die Samenanlagen versorgt werden. Die beiden Lateralnerven eines Karpells verzweigen sich meist noch ein- oder zweimal, verschmelzen dann aber in der Griffelregion wieder und vereinigen sich mit den Plazentarbündeln. Diese verschwinden erst etwas unterhalb der Narbe, während die sehr kleinen Dorsalmediani schon früher enden. Die adulte Blüte von *Zygophyllum* ist schwach obdiplostemon.

B. Primordialhöckerentwicklung

(Abb. 71)

Die Entwicklung der Primordialhöcker zeigt folgende Unterschiede zu *Geranium nodosum:* Die Petalen treten von Anfang an etwas stärker in Erscheinung. Der Blütenapex bleibt stets konvex und wölbt sich vor der Anlegung der Karpelle sehr stark auf; die Kronstamina sind deutlich kleiner als die Kelchstamina, während sie bei *Geranium* fast genauso groß sind.

C. Histogenese

In dem jungen Blütenprimordium ist das ungeschichtete Zentralmeristem von einem Dermatogen und einem Subdermatogen umgeben, das hin und wieder periklin geteilte Zellen enthält. Die Sepalen und Petalen (Abb. 79) entstehen durch wenige Periklinalteilungen in benachbarten Zellen des Subdermatogens. Die Kronblätter vergrößern sich nur sehr langsam und sind bei der Anlegung der Kelchstamina etwas kleiner als diese (Abb. 74). Die Kelchstamina werden mit drei bis vier Periklinalteilungen im Subdermatogen angelegt (Abb. 80). Zellen der dritten Schicht teilen sich ebenfalls periklin und beteiligen sich am Aufbau der Basis des Primordiums. Dasselbe ist auch bei den Kronstamina der Fall, die wenig später dicht über den kleinen Kronblatthöckern erscheinen, etwa in gleicher Höhe mit den Kelchstaubblättern (Abb. 75, 76, 81). Daß sie auf verschiedenen Längsschnitten einmal etwas tiefer, einmal etwas höher als das gegenüberliegende Kelchstaubblatt inseriert erscheinen, liegt daran, daß die Ebene des Blütenbodens nicht senkrecht zur Längsachse der Blütenknospe orientiert ist, sondern von Sepalum 1 zu den Sepalen 5 und 2 hin etwas abfällt. Geht ein Längsschnitt also durch Sepalum 1, so steht das Kronstaubblatt tiefer (Abb. 77), geht er durch Sepalum 2 oder 5, so steht es höher als das gegenüberliegende Kelchstaubblatt (Abb. 76).

Nach der Anlegung der beiden Staubblattkreise wird der Blütenscheitel stark aufgewölbt, indem sich die Zellen des Subdermatogens und der äußersten Schicht des Zentralmeristems vorzugsweise periklin teilen (Abb. 81). Über den Kronstaubblättern entstehen dann die fünf Karpelle aus dem Subdermatogen dieses mächtigen zentralen Höckers (Abb. 77, 82, 78).

Peganum harmala L.

A. Leitbündelverlauf

Im Blütenstiel ist ein Ring von zehn Leitbündeln zu sehen, von denen fünf als Mittelrippen in die Sepalen ziehen. Die alternierenden fünf verschmelzen miteinander zu einem geschlossenen Ring. Von diesem zweigen alternisepal fünf sehr große Bündel ab, die nach außen die Kelchlateralnerven abgeben, und etwas später werden aus der Stammstele die Nerven der fünf Kelchstamina ausgegliedert. Die alternisepalen Bündel teilen sich darauf in ein äußeres Kronblattbündel und zwei innere Kronstaubblattbündel, die kurz miteinander verschmolzen sein können (Abb. 83a). Die Kronstaubblattnerven liegen etwas weiter außen als die Kelchstaubblattnerven.

In der Mitte der Blüte bleibt ein Bündelring zurück, der die Dorsal-, Lateral- und Ventralbündel der drei Karpelle liefert.

Während die Leitbündel der zehn Kronstamina anfangs in Paaren vor den Nerven der Petalen stehen, rücken sie später auseinander und näher an die Bündel der Kelchstamina heran, so daß episepale Dreiergruppen entstehen, die auch im Bereich der Filamente erhalten bleiben (Abb. 83b). Die Kelchstamina stehen auf einem Kreise etwas innerhalb der Kronstamina; diese sind meist etwas länger und häufig auch kräftiger entwickelt als die Kelchstaubblätter. Die Blüten von *Peganum* sind eindeutig obdiplostemon.

B. Primordialhöckerentwicklung

Peganum unterscheidet sich von *Zygophyllum* durch folgendes: Die Petalen sind nicht im Wachstum gehemmt, sondern immer größer als die später angelegten Organe. Nach der Anlegung der fünf Kelchstamina erscheinen die fünf Kronstaubblattpaare zwischen ihnen. Die Kronstamina sind anfangs viel kleiner als die Kelchstamina und liegen so nahe den Seitenrändern der Petalen wie nur möglich, wodurch mit den Kelchstamina zusammen der Eindruck von fünf Dreiergruppen entsteht (Abb. 84). Die Kronstamina entwickeln sich aber nach der Anlegung der drei Karpelle rascher, so daß der Platz zwischen den Kelchstamina bald zu klein wird. Dadurch werden die Kronstamina in zunehmendem Maße — fünf meist besonders stark — nach außen gedrängt.

Da sich die Basisflächen der Petalen nicht bis zwischen die Kelchstamina erstrecken, liegen die unteren Ränder der Kronstaubblattbasen auf gleicher Höhe mit denen der Kelchstaubblattbasen. Zwei Kronstamina von

Peganum entsprechen ungefähr einem Kronstaubblatt von *Tribulus* oder *Zygophyllum*. [Siehe auch gespaltene Petalenanlagen bei *Deutzia* (Abb. 140a).]

Die Kronstamina entwickeln sich nach dem Erscheinen der drei Karpelle rascher als die Kelchstamina, so daß sie in der adulten Blüte kräftiger und manchmal etwas länger als die Kelchstamina sind.

Tribulus terrestris L.

A. Leitbündelverlauf

Der Blütenstiel zeigt einen Ring von fünf größeren und fünf damit alternierenden schmaleren Bündeln. Die schmaleren ziehen als Mittelrippen in die Sepalen, die größeren verzweigen sich in die Kelchlateralnerven. Alle diese Bündel weisen untereinander auf gleicher Höhe starke Anastomosen auf. Als nächstes erscheinen alternisepal die fünf Kronblattnerven, die sich an der Basis der Petalen verzweigen. Während sie frei werden, tauchen in den episepalen Drüsen zahlreiche kleine Bündel auf, die weiter oben von den nach außen ziehenden Bündeln der Kron- und Kelchstamina abgegeben werden (Abb. 85a). Die Nerven der Kronstamina werden etwas früher sichtbar als die der Kelchstamina — bei der abgebildeten Knospe beträgt der Unterschied etwa 40 μ —, stehen später aber mit diesen ungefähr in einem Kreis. Auch die Filamente aller zehn Stamina stehen in einem Kreis, doch werden die Filamente der Kronstaubblätter etwa 40 μ tiefer frei als die der Kelchstaubblätter (Abb. 85b). Die Bündel der episepalen Stamina lassen auf ihrem Wege nach außen kleine Bündel zurück, die für die episepalen Diskuslappen bestimmt sind, aber schon an deren Basis verschwinden. Im Zentrum bleiben fünf epipetale Bündel für das pentamere Gynoeceum, die sich in je einen Dorsalmedianus, zwei Lateralnerven und zwei Ventralbündel teilen. Diese versorgen die Samenanlagen, während sich die Lateralnerven noch einmal verzweigen. Im Griffel verschmelzen sie dann mit den Dorsalmediani, die auf der Höhe der Narben verschwinden.

Die adulte Blüte von *Tribulus* ist also obdiplostemon.

B. Primordialhöckerentwicklung

Tribulus terrestris zeigt in der Entwicklung der Primordien keine wesentlichen Unterschiede zu *Zygophyllum fabago*.

Limnanthaceae

Limnanthes douglasii R. Br.

A. Leitbündelverlauf

Der Blütenstiel zeigt eine Siphonostele, die wenige Markzellen umschließt und sich allmählich in fünf Bündel ordnet. Als erstes erscheinen nun die fünf Kelchblattnerven und darauf alternierend die fünf Kronblattbündel. Danach werden die Bündel der fünf Kelchstamina abgegeben, die über der Filamentbasis mehrere kleine Bündel nach außen in die Staminaldrüsen ent-

senden. Etwa 70 μ höher zweigen die Nerven der Kronstaubblätter ab, was dem Insertionsunterschied zwischen den beiden Staubblattkreisen entspricht (Abb. 86a). Haben sich die Nerven der Kronstamina ausgegliedert, so bleibt ein weiter Leitbündelring (Außenring) in der Mitte des Blütenbodens zurück, von dem episepal Xylemelemente nach innen ziehen. Sie vereinigen sich mit phloematischem Gewebe, das als Innenring im Zentrum der Blüte auftaucht, und bilden so inverse Bündel, die Ventralmediani der Karpelle, die weiter oben die Samenanlagen versorgen. Etwas außerhalb des phloematischen Innenringes tauchen nun epipetal Xylemelemente auf, die sich später mit Phloemelementen des Außenringes vereinigen und auf diese Weise die verschmolzenen Lateralnerven (= Kommissuralnerven) je zweier benachbarter Karpelle bilden. Sie innervieren den Griffel, in dessen oberem Ende sie sich in je zwei Bündel aufspalten, und verschwinden dann in der Narbenregion.

Limnanthes douglasii ist also echt diplostemon, sowohl in bezug auf die Anordnung der Leitbündel als auch in der Stellung der Filamente (Abb. 86b).

B. Primordialhöckerentwicklung

An dem halbkugelförmigen Blütenprimordium entstehen die Sepalen in einer $^2/_5$-Schraube in sehr rascher Folge, da die Größenunterschiede nur ganz gering sind. Danach scheinen Sepalum 1 und 2 etwa transversal, Sepalum 3 und 5 schräg median vorne und Sepalum 4 median hinten zu liegen (Abb. 87a). Es handelt sich hier also um eine typisch vorblattlose Blüte mit Primulaceeneinsatz des Kelches. Die Kelchblätter sind an der Basis verwachsen und zeigen klappige Präfloration. Alternisepal wölben sich nun die Flanken des Blütenkegels vor, so daß dieser eine pentagonale Gestalt annimmt (Abb. 87b). Es handelt sich um die Anlagen der Petalen, die nur langsam wachsen und rasch von den später entstehenden Kronstamina überholt werden. Wir haben es hier also mit einem ähnlichen Verhalten wie bei Choisya zu tun, nur noch etwas stärker ausgeprägt.

Schon bei der Anlegung der Petalen zeigt das Blütenprimordium eine Förderung der hinteren Medianen, die noch deutlicher wird, wenn die zehn Stamina entstehen, zuerst die fünf episepalen, darauf etwas weiter innen die fünf epipetalen (Abb. 87c). Das hat zur Folge, daß die beiden abaxial liegenden Kelchstamina nur wenig größer sind als die beiden adaxialen Kronstamina. Auffallend ist, daß sich die Kronstamina nicht vertikal verlängern wie die Kelchstamina, sondern fast horizontal vom Blütenscheitel wegwachsen.

Ungefähr gleichzeitig mit dem Erscheinen der Petalen beginnt der Blütenscheitel sich abzuflachen und bleibt eine Zeit lang völlig eben. Erst wenn in den Kelchstamina die Antheren angelegt werden, wölbt er sich wieder etwas empor und bildet einen oben fast ebenen Sockel, an dessen Flanken episepal die fünf Karpelle entstehen (Abb. 87d). *Limnanthes* zeigt also auch in der Primordialhöckerentwicklung reine Diplostemonie. Wenn in

den fertigen Knospen die Antheren der Kronstamina die der Kelchstamina decken, so kommt das daher, daß die älteren und längeren Kelchstamina mit der Antherenbildung früher beginnen als die Kronstamina, die schon als ganz junge Primordien schräg nach außen wachsen und nun durch die Entwicklung der eigenen Antheren noch stärker nach außen gedrückt werden.

C. Histogenese

Das ungegliederte Blütenprimordium zeigt um das Zentralmeristem herum ein Dermatogen und ein gut abzugrenzendes Subdermatogen, dessen Zellen sich praktisch nur antiklin teilen. An ihm werden die Kelchblattprimordien in der bekannten Weise durch Periklinalteilungen weniger benachbarter Zellen des Subdermatogens angelegt. Der Blütenscheitel flacht sich jetzt ab (Abb. 88), indem er stärker in die Breite als in die Höhe wächst, was an den entsprechend gerichteten Zellteilungen zu erkennen ist (Abb. 93, 94). An den alternisepalen Flanken des nur noch schwach gewölbten Blütenkegels entstehen nun die Kronblattprimordien durch zwei bis drei benachbarte Periklinalteilungen im Subdermatogen (Abb. 94). Die betreffenden Zellen teilen sich sehr langsam weiter, so daß die etwas später angelegten Kelchstamina bald größer als die Kronblatthöcker sind. Kelch- und Kronstamina werden durch Periklinalteilungen im Subdermatogen vorgewölbt und praktisch ganz von dessen Abkömmlingen aufgebaut (Abb. 89, 95). Die etwas später erscheinenden Kronstamina zeigen, wie schon erwähnt, eine zunächst fast horizontale Wachstumsrichtung. Die Abbildungen 90 und 96 zeigen einen Längsschnitt, der durch eins der beiden adaxialen Kronstamina geführt ist: Kelch- und Kronstaubblatt sind dank der Förderung der hinteren Medianen fast gleich groß.

Wenn die Stamina etwas herangewachsen sind, teilen sich die Zellen der äußersten Zentralmeristemschichten periklin und heben so das Plateau des Blütenapex in die Höhe, während an seinen Flanken episepal mehrere benachbarte Periklinalteilungen im Subdermatogen die Bildung der Karpelle anzeigen (Abb. 91, 97). Nach einiger Zeit wird das innerhalb der Karpellhöcker gelegene Subdermatogen zweischichtig (Abb. 99). Es beteiligt sich so zunächst an dem Vertikalwachstum des Gynoeceums und baut dann die fünf Samenanlagen auf, was hier allerdings nicht genauer untersucht wurde.

Die episepalen Staminaldrüsen entwickeln sich erst spät aus einer kleinen Gruppe von meristematisch gebliebenen Zellen an der Basis der Filamente (Abb. 98, 92).

Caryophyllaceae

Cerastium chlorifolium F. et M.

A. Leitbündelverlauf

Der Blütenstiel zeigt fünf kreisförmig angeordnete Leitbündel, die etwas unterhalb des Kelches zu einem Ring verschmelzen. Von diesem Ring

ziehen zehn Bündel nach außen: Die fünf Kelchblattmittelnerven, die in der Entstehungsfolge der Sepalen frei werden, und wenig später, mit ihnen alternierend, fünf Bündel, die die Lateralnerven je zweier benachbarter Sepalen und die Kronblattbündel enthalten. Dicht darauf folgen annähernd gleichzeitig die zehn Staminalnerven (Abb. 100a). Dabei stehen die Bündel der Kelchstamina mit denen der Kronstamina zunächst in einem Kreis, rücken dann aber etwas nach außen. Die Filamentbasen der Kelchstamina liegen ebenfalls auf einem Kreise außerhalb der Basen der Kronstamina (Abb. 100b). Erst weiter oben rücken die Kelchstamina wieder nach innen, besonders die beiden vor den Sepalen 4 und 5 stehenden Staubblätter, so daß sie von den Antheren der Kronstaubblätter gedeckt werden (s. Abb. 100c).

Nach der Abgabe der Staminalnerven bleibt im Zentrum der Blüte ein geschlossener Leitbündelring zurück, von dem am Grunde des Gynoeceums fünf epipetale Lateralnerven und etwas später fünf episepale Dorsalnerven abzweigen. Alle zehn Bündel geben innerhalb der Karpelle noch einige Lateralnerven ab. In der Mitte des Gynoeceums verbleibt ein großer, sternförmiger Leitbündelkomplex, von dem aus die Samenanlagen versorgt werden. Weiter oben teilt er sich in zahlreiche Bündel auf, die sämtlich zur Innervierung der restlichen Samenanlagen verbraucht werden. Die Dorsalmediani der Karpelle ziehen bis in die Narben, während die Lateralnerven schon früher enden. Die Blüte von *Cerastium* ist also schwach diplostemon.

B. Primordialhöckerentwicklung

Das stark gewölbte Blütenprimordium bildet die fünf Sepalen in einer $^2/_5$-Schraube aus, mit Sepalum 2 median hinten. Die Sepalen bleiben lange Zeit klein, so daß sie den Blütenapex nicht überdecken. Die nun sichtbar werdenden geringen Vorwölbungen zwischen den Kelchblättern stellen die ersten Anlagen der Petalen dar. Darauf erscheinen die beiden Staubblattkreise fast gleichzeitig, die Kelchstamina etwas eher als die Kronstamina, die mit den winzigen Kronblattprimordien einen größeren einheitlichen Höcker zu bilden scheinen (Abb. 101a u. b). Die Kelchstamina unterscheiden sich mehr oder weniger deutlich in ihrer Größe und ihrer Stellung am Blütenkegel. Daraus muß geschlossen werden, daß sie nicht simultan entstehen. 24 Blütenknospen wurden daraufhin untersucht: Am häufigsten waren die Fälle, bei denen das größte Staubblatt vor Sepalum 1, das kleinste vor Sepalum 2 lag. Ebenfalls recht häufig waren Blüten, bei denen die vor den Sepalen 4 und 5 liegenden Stamina die größten, das vor Sepalum 2 liegende das kleinste war. Wenige Blüten zeigten andere nicht gesetzmäßige Reihenfolgen. Von einer bei dem vor Sepalum 5 liegenden Staubblatt beginnenden absteigenden Schraube, wie Kraft (1917) es für mehrere Alsineen fand, war bei *Cerastium* nichts zu sehen. Es bestätigte sich aber, daß die größten Stamina höher am Blütenkegel liegen als die kleinsten. Während sich die Größenunterschiede bald ausgleichen, bleiben die Stellungsunterschiede länger erhalten, so daß die Kron-

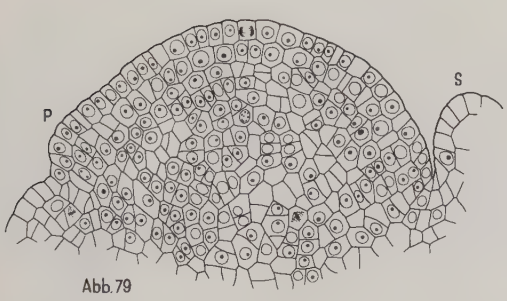
staubblattprimordien, die dank der so dicht aufeinanderfolgenden Entstehung beider Staubblattkreise fast so groß wie die Kelchstaubblatthöcker sind, teils etwas oberhalb, teils etwas unterhalb der Kelchstaubblattprimordien liegen (Abb. 101b). Bis zur Anlegung der Karpelle, die episepal an dem stark gewölbten Blütenapex entstehen, vergeht nun wieder ein etwas größerer Zeitraum, in dem die Petalen am Grunde der Kronstaubblätter allmählich immer deutlicher sichtbar werden (Abb. 101c). Die Karpelle wachsen sehr langsam, so daß die sich basipetal entwickelnden Samenanlagen oben zunächst frei liegen (Abb. 106).

Bei *Cerastium* sieht man innerhalb einer Blüte den Zusammenhang zwischen der Größe und der Stellung der Staubblätter: Je größer die Kelchstamina sind und je weiter sie am Blütenkegel hinaufreichen, desto kleiner sind die Kronstamina und desto mehr werden sie nach außen gedrängt. Dementsprechend sind auch die Stellungsverhältnisse in älteren Knospen. Dafür sei folgendes Beispiel gegeben (Abb. 101d): Das vor Sepalum 4 stehende Staubblatt ist das größte. Dann folgen die Stamina vor den Sepalen 5, 3 und 1, und das vor Sepalum 2 stehende Stamen ist das kleinste. In Übereinstimmung damit werden die Stamina vor den Sepalen 4 und 5 von den benachbarten Kronstamina gedeckt. Das Staubblatt vor Sepalum 3 wird nur auf der hinteren Seite gedeckt, und die Stamina vor den Sepalen 1 und 2 decken die benachbarten Kronstamina.

Die Kronstamina von *Cerastium* neigen zum Schwinden, man trifft öfter auf Blütenknospen, in denen ein oder zwei Kronstaubblätter fehlen. Selten ist auch das dazugehörige Petalum nicht mehr vorhanden.

C. Histogenese

Das Zentralmeristem junger Blütenprimordien ist von einem Dermatogen und einem Subdermatogen umgeben, deren Zellen sich nur antiklin teilen. Die daruntergelegene dritte Schicht läßt sich häufig auch noch recht gut abgrenzen. Nachdem die Sepalen mit ein bis zwei periklin geteilten Zellen im Subdermatogen angelegt worden sind, teilen sich bald darauf wenige Zellen des Subdermatogens an den alternisepalen Flanken des Blütenapex' ebenfalls periklin und bilden eine geringe Vorwölbung, die ersten Anlagen der Petalen (Abb. 102, 107). Nur ganz kurze Zeit später entstehen über den Sepalen die zunächst sehr flachen Höcker der Kelchstamina, die durch mehrfache perikline Aufspaltung von zwei bis drei benachbarten Zellen der dritten Schicht entstanden sind (Abb. 111). Das Subdermatogen teilt sich hier — und zwar über der Achsel des Kelchblattes beginnend — erst später periklin auf (Abb. 112). Die Abkömmlinge dieser sich zuerst teilenden Zellen sind zu Anfang kleiner als die übrigen das Primordium aufbauenden Zellen (Abb. 112, 113). Unmittelbar nach dem Erscheinen des Kelchstaubblatthöckers wird das Kronstaubblatt angelegt, indem sich auch hier einige Zellen der dritten Schicht periklin teilen. Danach erst spaltet sich das Subdermatogen in direktem Anschluß an den



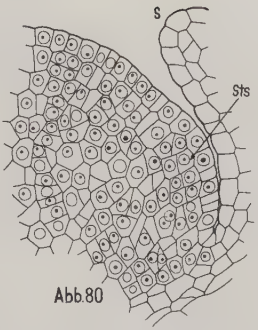
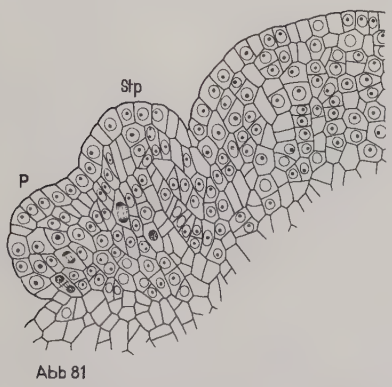


Abb. 79—82. *Zygophyllum fabago* L.
Abb. 79. Blütenapex mit jungem Kronblattprimordium. Ausschnitt aus Abb. 73.
Abb. 80. Junges Kelchstaubblattprimordium. Ausschnitt aus Abb. 74.



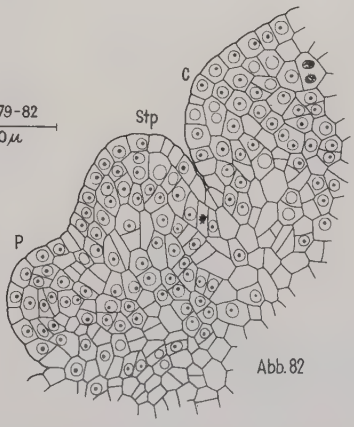
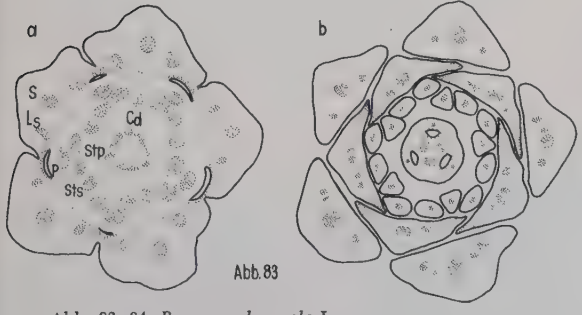
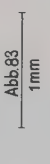


Abb. 81. Kronblattsektor, Aufwölbung des Blütenscheitels. Ausschnitt aus Abb. 76.
Abb. 82. Entstehung des Karpells. Ausschnitt aus Abb. 77.





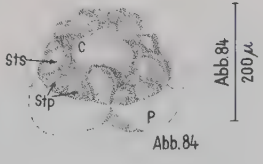
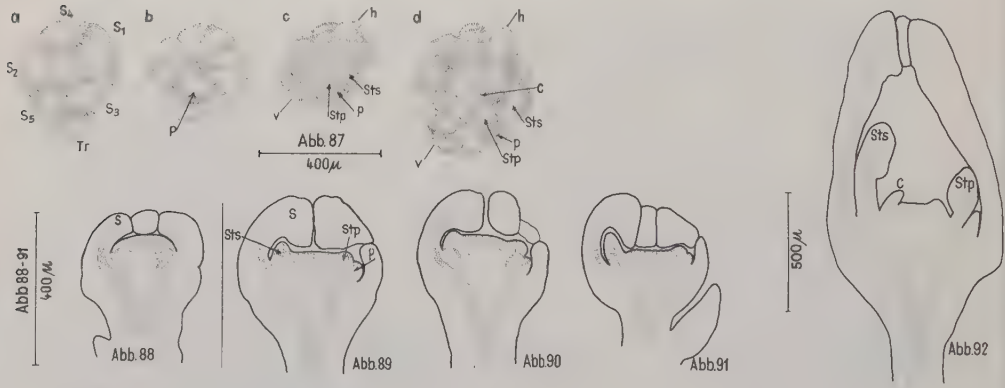
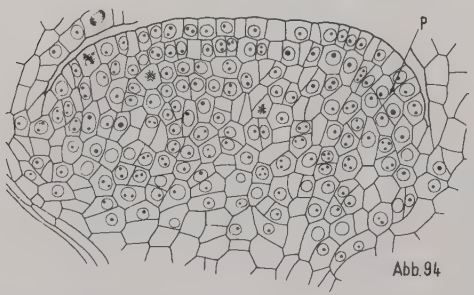


Abb. 83, 84. *Peganum harmala* L.
Abb. 83. Querschnitte in verschiedener Höhe durch eine Blütenknospe.
Abb. 84. Blütenprimordium, Sepalen und Petalen entfernt.

Abb. 85. *Tribulus terrestris* L. Querschnitte in verschiedener Höhe durch eine Blütenknospe.





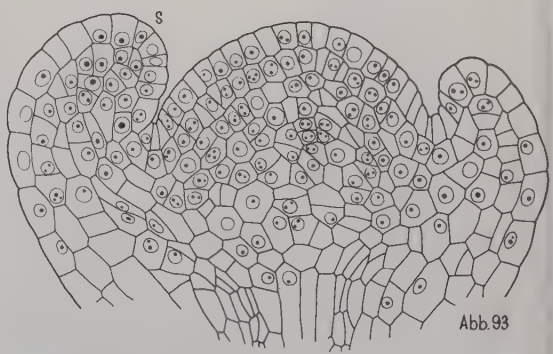
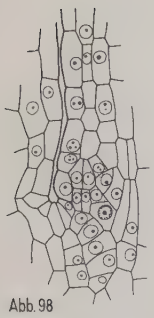
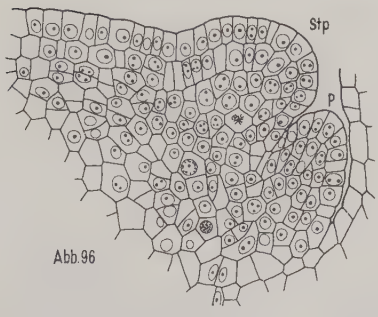


Abb. 86—95. *Limnanthes douglasii* R. Br.

Abb. 86. Querschnitte in verschiedener Höhe durch eine Blütenknospe.
Abb. 87a—d. Primordialhöckerentwicklung.
Abb. 88—92. Längsschnitte durch verschieden alte Blütenknospen.
Abb. 93. Blütenapex nach der Ausgliederung der Sepalen. Längsschnitt.
Abb. 94. Entstehung des Kronblattes. Ausschnitt aus Abb. 88.
Abb. 95. Entstehung des Kronstaubblattes. Ausschnitt aus Abb. 89.





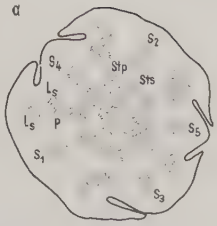
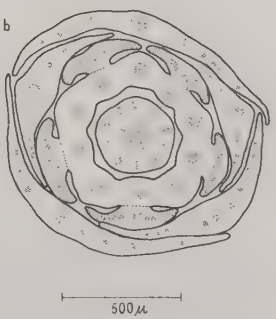
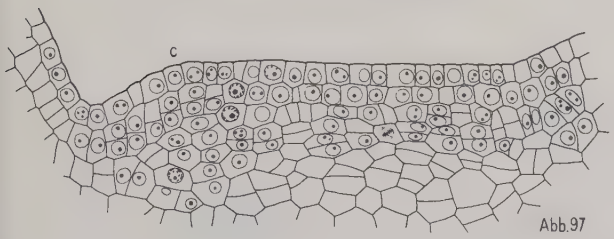
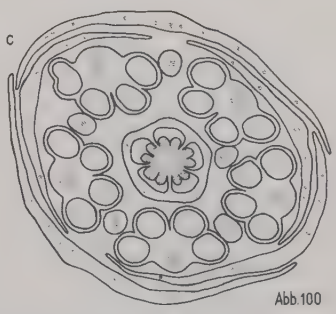


Abb. 96—99. *Limnanthes douglasii* R. Br.

Abb. 96. Kronstaubblattprimordium mit Petalum. Ausschnitt aus Abb. 90.
Abb. 97. Entstehung des Karpells. Ausschnitt aus Abb. 91.
Abb. 98. Basis des Kelchstaubblattes mit beginnender Drüsenentwicklung. Ausschnitt aus Abb. 92.
Abb. 99. Gynoeceum. Ausschnitt aus Abb. 92.







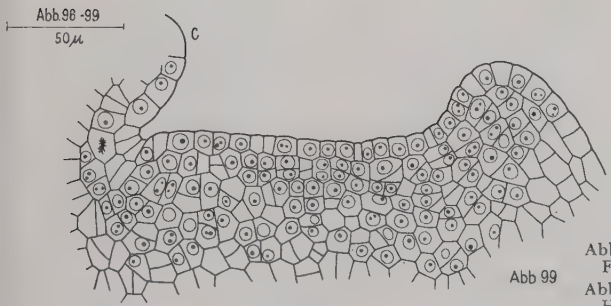
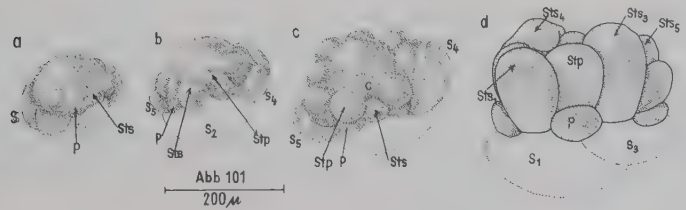


Abb. 100—101. *Cerastium chlorifolium* F. et M.

Abb. 100a—c. Querschnitte in verschiedener Höhe durch eine Blüte.
Abb. 101a—d. Primordialhöckerentwicklung.



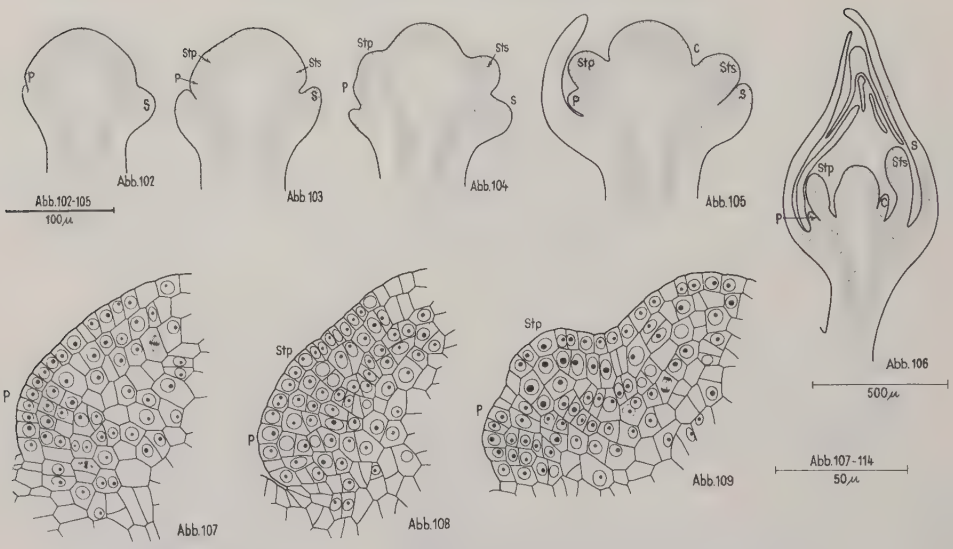


Abb. 102—114. *Cerastium chlorifolium* F. et M.
Abb. 102—106. Längsschnitte durch verschieden alte Blütenknospen.
Abb. 107. Junges Kronblattprimordium. Ausschnitt aus Abb. 102.
Abb. 108. Über dem Kronblattprimordium bildet sich das Kronstaubblatt. Ausschnitt aus Abb. 103.

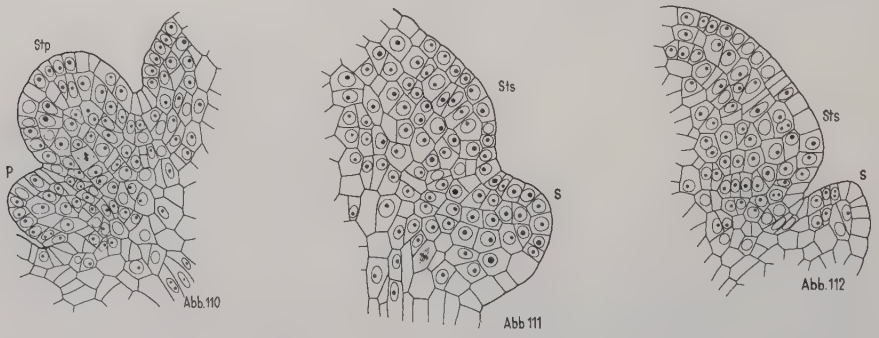


Abb. 109. Petalum und Kronstaubblatt differenzieren sich voneinander. Ausschnitt aus Abb. 104.

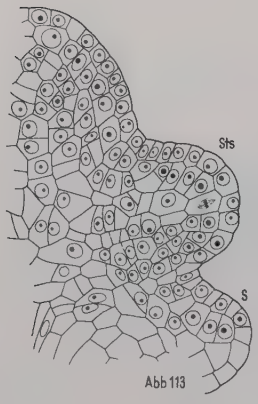
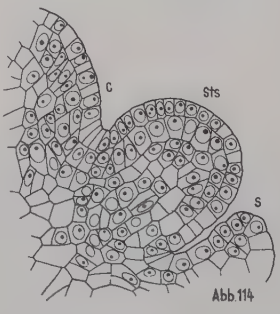


Abb. 110. Kronblattsektor. Ausschnitt aus Abb. 105.
Abb. 111. Kelchblattsektor mit Periklinalteilungen in der dritten Schicht an der Stelle des zukünftigen Kelchstaubblattes. Ausschnitt aus Abb. 102.
Abb. 112. Junges Kelchstaubblattprimordium. Ausschnitt aus Abb. 103.
Abb. 113. Etwas älteres Kelchstaubblattprimordium. Ausschnitt aus Abb. 104.
Abb. 114. Karpellbildung. Ausschnitt aus Abb. 105.



Kronblatthöcker auf, so daß ein länglicher, größerer Höcker entsteht (Abb. 103, 108). Am Aufbau der Basis sowohl der Kelch- als auch der Kronstamina ist also in hohem Maße die dritte Schicht beteiligt. Die Zellen, die das Kronblattprimordium aufbauen, sind verhältnismäßig klein und teilen sich sehr langsam, so daß das rasch wachsende Kronstaubblatt bald deutlich vom Petalum abgesetzt erscheint (Abb. 109, 110).

Nach der Anlegung der Stamina wölbt sich der konvexe Blütenscheitel noch stärker auf (Abb. 104, 105, 113), und über den Kelchstaubblättern werden die Karpellhöcker sichtbar, deren Initialteilungen im Subdermatogen vor sich gehen (Abb. 105, 114). Dieses zeigt von nun an häufig periklin geteilte Zellen, was vor der Bildung des Gynoeceums nicht der Fall war.

Das Drüsengewebe an der Basis der Kelchstamina ist eine späte Bildung und beeinflußt die Stellung der Kelchstamina nicht.

Spergula arvensis L.

A. Leitbündelverlauf

Entsprechend der Quincunx der Sepalen entspringen der Stammstele die fünf Kelchblattmittelrippen, von denen an der Basis der Kelchblätter noch einige Lateralbündel abzweigen. Fast gleichzeitig mit diesen fünf Nerven und in Alternanz zu ihnen erscheinen fünf Bündel, die nach Abgabe einiger Kelchlateralnerven und der Kronstaubblattnerven die Petalen versorgen. Wenig später werden die Kelchstaubblattbündel sichtbar, und kurz darauf gliedern sich von den alternisepalen Bündeln auch die Kronstaubblattnerven ab, die je nach dem Reduktionsgrad der Kronstamina unterschiedlich groß sind oder fehlen und auf einem Kreis außerhalb der Kelchstaubblattnerven liegen. Das gleiche gilt auch für die Filamente der Kronstamina, die mit den Kelchstamina zwar an der Basis verwachsen sind, aber deutlich weiter außen liegen und auch — in der abgebildeten Knospe ca. 24 μ — früher frei werden (Abb. 115a).

Der in der Mitte der Blüte zurückbleibende Leitbündelring zieht in die Basis des Gynoeceums ein, wo er zuerst epipetal die fünf Dorsalnerven der Karpelle abgibt und darauf im Zentrum fünf Ventralmediani bildet, die in der Versorgung der Samenanlagen aufgehen. Die Dorsalmediani, von denen noch einige Lateralnerven abzweigen, reichen bis in die Narbenregion.

Spergula arvensis bietet also ein schwach obdiplostemones Bild (Abb. 115b).

B. Primordialhöckerentwicklung

An den stark gewölbten Blütenprimordien erscheinen die Sepalen in einer $^2/_5$-Schraube mit Sepalum 2 median hinten. Sie wachsen langsam, so daß der Blütenapex bis zur Bildung des Gynoeceums nicht von ihnen überdeckt wird. Alternisepal wölben sich nun die Höcker der fünf Petalen vor (Abb. 116a), denen gleich darauf die fünf recht großen Primordien der Kelchstamina folgen (Abb. 116b). Diese scheinen nicht simultan zu entstehen, da sie geringe

Größenunterschiede zeigen und auch in verschiedener Höhe am Blütenkegel stehen. Diese Unterschiede sind aber so gering, daß sich nur mit Bestimmtheit sagen läßt, daß das vor Sepalum 4 stehende Staubblattprimordium größer ist und höher am Blütenkegel steht als die übrigen Staubblattprimordien. Bei einigen Knospen wurden vor Sepalum 4 zwei Kelchstamina beobachtet. Nach einem etwas längeren Zeitintervall, während dessen die Kelchstaubblatthöcker sich rasch vergrößern, werden zwischen ihnen simultan und direkt über den sehr kleinen Primordien der Petalen die wenig umfangreichen Kronstaubblatthöcker sichtbar (Abb. 116c). Während die Kelchstamina stets kräftig und fertil sind, zeigen die Kronstamina eine starke Tendenz zur Reduktion. Häufig findet man Blütenknospen, in denen mindestens ein Kronstaubblatt fehlt.

Wie nach diesen räumlichen Verhältnissen zu erwarten ist, entstehen die fünf Karpelle nun epipetal an den Flanken des nach wie vor stark gewölbten Blütenkegels, in meist deutlichem Abstand von den Kronstamina (Abb. 116d). Unter „C" ist in Abb. 116d das Kronstaubblatt völlig reduziert.

C. Histogenese

Junge Blütenprimordien besitzen ein Dermatogen und ein Subdermatogen, dessen Zellen sich fast nur antiklin teilen. Die Sepalen werden mit der Periklinalteilung einer Zelle des Subdermatogens angelegt. Nachdem deren Abkömmlinge wenige weitere Teilungen durchgemacht haben, fällt auf Längsschnitten alternisepal eine periklin geteilte Zelle im Subdermatogen auf: Die Initialzelle eines Kronblattes. Ihre beiden Abkömmlinge strecken sich nicht und teilen sich höchstens noch einmal antiklin (Abb. 123), während auf dem episepalen Sektor über dem Kelchblattprimordium Periklinalteilungen in zwei bis drei benachbarten Zellen der dritten Schicht eine deutliche Wölbung hervorrufen (Abb. 118, 124). Auch in Abb. 123 ist links über S eine Periklinalteilung in der 3. Schicht zu sehen (Pfeil), die den Beginn dieser episepalen Vorwölbung ankündigt.

Danach erst beginnt an diesen Stellen auch das Subdermatogen zweischichtig zu werden und das große Kelchstaubblattprimordium aufzubauen, in dessen Basis die Teilungsprodukte der dritten Schicht einziehen (Abb. 125). Wenn das Kelchstaubblatt schon recht groß ist, wird das Kronstaubblatt unmittelbar über dem Kronblatthöcker, aber von diesem deutlich abgesetzt, ebenfalls durch ein bis zwei periklin geteilte Zellen in der dritten Schicht vorgewölbt (Abb. 119, 126). Es ist wesentlich kleiner als das Kelchstaubblatt zum Zeitpunkt der Anlegung, so daß sein oberer Rand mit dem des Kelchstaubblattes auf gleicher Höhe oder sogar etwas tiefer am Blütenkegel liegt. Je stärker das Kronstaubblatt reduziert ist, desto später wird es angelegt. Häufig bleibt es bei der Periklinalteilung in der dritten Schicht oder selbst diese findet nicht mehr statt. Kommt es aber zur Entstehung eines Primordiums, so hängt von dem Grad der Reduktion auch die relative Lage und die Histogenese des Staubblattes ab. Entwickelt sich das Kronstaubblatt normal, also

zu einem fertilen Organ, so steht es etwa auf gleicher Höhe mit dem Kelchstaubblatt, während der Mittelpunkt seiner Basisfläche etwas höher als bei dem Kelchstaubblatt liegt (Abb. 120, 121a). Es wird wie das Kelchstaubblatt hauptsächlich vom Subdermatogen aufgebaut, und die Abkömmlinge der dritten Schicht ziehen in die Basis ein (Abb. 127, 129a). Das Karpell wölbt sich fast unmittelbar über dem Kronstaubblatt vor (Abb. 120, 127). Wird das Kronstaubblatt dagegen rudimentär ausgebildet, so befindet sich zwischen ihm und dem Karpell ein Internodium (Pfeil), das um so größer ist, je stärker das Staubblatt reduziert ist (Abb. 121b, 129b). Der Mittelpunkt der Insertionsfläche von Stp liegt etwas tiefer als der Mittelpunkt der Kelchstaubblattbasis. Dem Reduktionsgrad entsprechend nimmt auch der Anteil, den die dritte Schicht am Aufbau der Kronstamina hat, ab: Die kleinen zipfelförmigen Staminodien gehen nur aus dem Subdermatogen hervor und enthalten auch meist kein Leitungsgewebe mehr.

Ist das Kronstaubblatt etwas herangewachsen, so wird der Blütenapex durch rege Periklinalteilungen im Subdermatogen und in den äußeren Schichten des Zentralmeristems stark in die Höhe gewölbt, während epipetal die Karpelle aus Abkömmlingen der zweiten Schicht entstehen (Abb. 128). Parallel zur Entwicklung des Gynoeceums geht die Ausbildung des schwachen Blütenbechers einher, der dadurch entsteht, daß die Basen der Petalen, der Kelch- und Kronstamina gemeinsam hochwachsen. Dieses Wachstum ist an der Außenseite der Organe stärker als an der Innenseite, so daß sich die vorher schräg nach außen geneigten Basisflächen allmählich etwa horizontal stellen (Abb. 122).

Saxifragaceae

Astilbe simplicifolia Makino

A. Leitbündelverlauf

Der Blütenstiel zeigt einen Ring von dichtgedrängten Leitbündeln, von dem zehn Bündel abzweigen; die beiden in der Mediane liegenden etwas früher, die übrigen acht etwa gleichzeitig. Während die beiden medianen Bündel im unteren Bereich des Blütenbechers je einen Dorsalmedianus der zwei Karpelle abgeben, ziehen vom zentralen Leitbündelring transversal nach beiden Seiten nacheinander je zwei Karpellateralnerven, und die zurückbleibenden Bündel formen sich in vier große inverse Ventralbündel um, die sich weiter oben zur Versorgung der Samenanlagen stark aufspalten. In der Wand des Blütenbechers liegen nun außer den beiden Dorsalmediani zehn große Bündel. Funf davon enthalten je einen Kelchmittelnerven, ein Kelchstaubblattbündel und ein bis zwei Karpellateralnerven, die fünf damit alternierenden enthalten ein Kronblattbündel, je einen Kelchlateralnerven zweier benachbarter Sepalen und ein Kronstaubblattbündel. Alle diese Bündel erscheinen ungefähr auf gleicher Höhe an der Basis des Kelches (Abb. 130a). Die Dorsalmediani und die vier Ventralbündel des Gynoeceums ziehen bis in den Griffel

hinein. Die Leitbündel der Kronstamina stehen etwas weiter außen als die Bündel der Kelchstamina, was auch der Stellung der Filamente entspricht (Abb. 130b). Die Blüte von *Astilbe* ist also schwach obdiplostemon.

B. Primordialhöckerentwicklung

Das sehr schwach gewölbte Blütenprimordium gliedert die Sepalen in einer $^2/_5$-Schraube aus, wobei Sepalum 2 median hinten steht. Während sich nun der Blütenscheitel abflacht, wölben sich seine alternisepalen Flanken zwischen den Sepalen vor: Es handelt sich um die ersten Anlagen der Petalen (Abb. 131a). Nur ganz wenig später erscheinen zwischen ihnen die etwas kleineren Höcker der Kelchstamina, und gleich darauf vergrößern sich die Primordien der Petalen nach der Blütenmitte zu, so daß nun fünf große und fünf damit alternierende kleinere Höcker am Rande des inzwischen konkav gewordenen Blütenscheitels in einem Kreise liegen (Abb. 131b). Während sich der Blütenscheitel immer mehr vertieft, differenzieren sich die großen Primordien in die zunächst gleichgroßen Höcker der Petalen und der Kronstamina (Abb. 131c). Diese liegen zuerst mit den Primordien der Kelchstaubblätter auf einem Kreis, rücken aber später etwas weiter nach außen (Abb. 131d). Sie werden ebenso groß angelegt wie die Kelchstamina und bleiben im Verlaufe der Blütenentwicklung auch nur wenig kleiner, entsprechend der etwas späteren Anlegung. Nach einem größeren Zeitintervall, während dessen sich der Blütenscheitel noch stärker vertieft hat, erscheinen die beiden Karpelle am Rande des Blütenbechers unterhalb des median vorderen Kronstaubblattes und des median hinteren Kelchstaubblattes.

C. Histogenese

Dermatogen und Subdermatogen des noch ungegliederten, schwach gewölbten Blütenprimordiums zeigen nur antiklin geteilte Zellen. Die Sepalen entstehen wie gewöhnlich aus einer periklin geteilten Zelle des Subdermatogens. Danach wächst der Blütenscheitel stark in die Breite, so daß ein oben ebener Sockel entsteht, an dessen alternisepalen Flanken durch wenige Periklinalteilungen in der zweiten Schicht die Petalen vorgewölbt werden. Im Zentralmeristem machen sich jetzt genetische Zellreihen bemerkbar, die schräg nach außen gerichtet sind und die Bildung des Blütenbechers einleiten. Bald nach den Initialteilungen für das Petalum wird das Kelchstaubblatt mit meist zwei benachbarten Periklinalteilungen im Subdermatogen direkt über dem Sepalum angelegt (Abb. 132, 135). Und wieder nur wenig später setzen sich alternisepal die Periklinalteilungen im Subdermatogen unmittelbar im Anschluß an das Kronblattprimordium fort, so daß zunächst ein großer einheitlicher Höcker entsteht. Er ist aber nur scheinbar einheitlich, denn er enthält das zuerst entstandene, sehr langsam wachsende Kronblattprimordium und auf der Innenseite das später entstandene, sich rasch vergrößernde Primordium des Kronstaubblattes (Abb. 133, 136)

Petalum und Kronstaubblatt wachsen mit dem daruntergelegenen Achsengewebe schräg nach außen, Sepalum und Kelchstaubblatt dagegen wachsen fast senkrecht in die Höhe, so daß die Mittelpunkte der Kronstaubblattbasen bald auf einem Kreis etwas außerhalb der Mittelpunkte der Kelchstaubblattbasen liegen (Abb. 134). Diese verschiedenen Wachstumsrichtungen prägen sich im Zentralmeristem deutlich aus: Auf der Seite des Kelchstaubblattes verlaufen die genetischen Zellreihen steiler und die Teilungen in den letzten, an das Subdermatogen stoßenden Zellen sind meist senkrecht zur Längsachse der Blüten gerichtet (Abb. 137). Auf der Seite des Kronstaubblattes dagegen verlaufen die genetischen Zellreihen flacher und die unter dem Subdermatogen liegenden Zellen sind vorwiegend parallel zur Blütenlängsachse geteilt (Abb. 138).

Es handelt sich also auch hier wieder um eine nachträgliche Verschiebung des Kronstaubblattes nach außen.

Die Stamina werden hauptsächlich vom Subdermatogen aufgebaut, nur in die Basen ziehen einige Zellen der dritten Schicht ein. Das Kronstaubblatt vergrößert seine Insertionsfläche rasch, so daß sie bald fast so groß wie beim Kelchstaubblatt ist.

Wenn das Kronstaubblatt etwa vier Zellen hoch ist, werden die Karpelle mit meist zwei periklinal geteilten Zellen im Subdermatogen angelegt, und zwar unterhalb der in der Mediane stehenden Stamina, da ja der Blütenscheitel konkav ist (Abb. 138). Während sich die Zellen der dritten Schicht im Mittelpunkt der Blüte hauptsächlich antiklin teilen, sind die Teilungen unterhalb der Karpellanlagen periklin oder schräg gerichtet. Auf diese Weise bleibt das Zentrum der Blüte im Wachstum zurück, und es entsteht das unterständige Gynoeceum der Saxifragaceen.

Deutzia gracilis Sieb. et Zucc.

A. Leitbündelverlauf

Im Blütenstiel ist ein Ring von dicht gedrängten Leitbündeln zu sehen. Von ihm ziehen zehn Bündel etwa gleichzeitig nach außen und lassen im Zentrum zahlreiche kleine Bündel zurück, die ein Dreieck bilden, dessen Ecken auf den späteren Scheidewänden des trimeren Gynoeceums liegen. Von den Ecken gehen nun je zwei Bündel ab, die zu Lateralnerven der Karpelle werden. Das zentrale Bündeldreieck formt sich in drei Lateralbündel und drei damit alternierende Ventralmediani um. Diese teilen sich dort, wo der zunächst synkarpe Fruchtknoten parakarp wird, in je zwei Plazentarnerven, die in der Versorgung der Samenanlagen aufgehen.

Kurz bevor die Fruchtknotenfächer enden, zweigen von den zehn in der Fruchtknotenwand verlaufenden Hauptbündeln die drei Dorsalmediani und weitere Lateralnerven der Karpelle ab, die bis in den Diskus ziehen, der

sich zwischen Androeceum und Gynoeceum befindet, und von dessen Gewebe in Abb. 139a (punktierte Strukturen!) gerade noch etwas zu sehen ist.

Genau dort, wo die Fruchtknotenfächer enden, teilen sich fünf der zehn im Blütenbecher verlaufenden Hauptbündel in Kelchmittelnerv und Kelchstaubblattbündel, etwas später die alternierenden fünf in Kronblatt- und Kronstaubblattnerv. Auf diesem Niveau verschwinden sämtliche Bündel des Gynoeceums bis auf die Dorsalmediani, die bis in die Narbenäste reichen (Abb. 139a).

Die Filamente der Kronstamina stehen auf einem Kreis innerhalb derjenigen der Kelchstamina, die Blüte von *Deutzia* ist also diplostemon (Abb. 139b).

Die Wand des Fruchtknotens ist in ihrer ganzen Länge mit dem sie umgebenden Blütenbecher verwachsen. Der Fruchtknoten selber ist wie bei *Astilbe* in den unteren zwei Dritteln synkarp und im oberen Teil parakarp, aber nur im Bereich der Narbenäste apokarp.

B. Primordialhöckerentwicklung

Deutzia unterscheidet sich in den Anfängen der Primordialhöckerentwicklung nicht wesentlich von *Astilbe*. Bei der Anlegung der Petalen jedoch wird der Blütenscheitel nicht konkav, sondern er bleibt völlig eben (Abb. 140a), auch während die Petalen heranwachsen und darauf zwischen ihnen die Primordien der Kelchstamina sichtbar werden (Abb. 140b). In Abb. 140a sind zwei der Kronblattprimordien dédoubliert, wobei die Spalthälften etwa halb so groß sind wie die nicht gespaltenen Kronblattanlagen. Die Kronblätter vergrößern sich im Gegensatz zu *Astilbe* verhältnismäßig rasch, wachsen nicht horizontal nach außen, sondern fast vertikal in die Höhe und stehen mit den kleineren Kelchstaubblatthöckern um den ebenen Blütenscheitel auf einem schwachen Ringwall. Dieses Stadium sieht dem in Abb. 131b von *Astilbe* gezeigten sehr ähnlich, unterscheidet sich aber von diesem dadurch, daß in Abb. 131b die alternisepalen Höcker schon aus Kronblatt- und Kronstaubblatt-Anlage bestehen, während es sich in der Abb. 140b nur erst um die Petalen handelt. Da, wo bei *Astilbe* die Kronstamina entstehen können, weil die Kronblatthöcker so klein sind und weiter außen liegen, nämlich zwischen den Kelchstamina, befinden sich bei *Deutzia* die Spitzen der Kronblattprimordien; diese sind so mächtig entwickelt, daß sie mit den Kelchstamina fast in einem Kreise stehen. So müssen die Kronstamina, die sehr viel später als bei *Astilbe* erscheinen, aber nicht wesentlich kleiner als die Kelchstamina zum Zeitpunkt der Anlegung sind, notwendig etwas weiter innen angelegt werden. Der Ringwall, auf dem die Organe der Blütenhülle und des Androeceums stehen, hat sich inzwischen beträchtlich erhöht, und der Blütenscheitel wird in immer stärkerem Maße konkav, bis an seinem oberen Rande, ebenfalls wesentlich später als bei *Astilbe*, die drei oder vier Karpelle entstehen.

Nach der Anlegung der Petalen macht sich für einige Zeit eine schwache Dorsiventralität des Blütenprimordiums bemerkbar: Die median hinten liegenden Petalen und Stamina sind etwas größer als die der vorderen Medianen (Abb. 140b). Während die Kelchstamina beinahe senkrecht in die Höhe wachsen, ist das Wachstum der Kronstamina fast horizontal zur Blütenmitte gerichtet (Abb. 141). Da in der Blütenknospe keine nachträglichen Verschiebungen stattfinden, ist die adulte Blüte von *Deutzia* also rein diplostemon.

Leitbündelverlauf

Saxifraga granulata L.

Der Blütenstiel zeigt drei bis fünf in einem Kreis liegende Leitbündel. Nach der etwa gleichzeitigen Ausgliederung von zehn Bündeln bleiben im Zentrum zwei Bündel zurück, die als Ventralmediani in das Gynoeceum ziehen. Fünf der zehn im Blütenbecher verlaufenden Nerven teilen sich in der Reihenfolge der Kelchblattentstehung in Kelchblattmittelnerv und Kelchstaubblattnerv, die anderen fünf trennen sich etwas später in je ein Kronstaubblattbündel, ein Kronblattbündel und zwei Kelchlateralnerven.

Jetzt erst zweigen von den in der Mediane liegenden Staubblattbündeln die Dorsalnerven und etwas weiter oben von den übrigen Staminalnerven die Lateralbündel der beiden Karpelle ab. Die Leitbündel aller zehn Stamina stehen zunächst in einem Kreis, die der Kronstamina rücken dann aber etwas nach außen, und ihre Filamente werden 25 bis 30 μ früher von der Wand des Blütenbechers frei als die Filamente der Kelchstamina. Nach der Versorgung der Samenanlagen verschmelzen die beiden Ventralmediani an der Basis der Sepalen miteinander, teilen sich aber gleich darauf transversal einmal und später noch ein zweites Mal in je zwei Lateralbündel. Die Dorsalnerven geben auch noch je zwei Bündel ab, so daß jeder Narbenast von fünf Nerven versorgt wird.

Saxifraga rotundifolia L.

zeigt zu *S. granulata* folgende Unterschiede: Die beiden Ventralmediani verschmelzen noch vor der Versorgung der Samenanlagen miteinander. Alle zehn in der Fruchtknotenwand verlaufenden Hauptbündel teilen sich gleichzeitig in die Bündel für die Perianth- und Staubblätter auf. Etwas später werden die Dorsal- und Lateralnerven der beiden Karpelle ebenfalls gleichzeitig von den Staminalnerven abgegeben. Die Dorsalmediani verzweigen sich nicht mehr, so daß jeder Narbenast nur drei Bündel enthält.

Bei *Astilbe japonica* und *A. simplicifolia* ebenso wie bei *Saxifraga granulata* und *S. rotundifolia* werden die Glieder des Perianths und des Androeceums dort frei, wo sich Blütenbecher und Wand des Gynoeceums voneinander trennen. Das Gynoeceum aller vier Arten ist im unteren Teil synkarp, wird danach parakarp und ist im oberen Bereich apokarp, was bei *Astilbe* besonders stark ausgeprägt ist.

Tiarella cordifolia L.

Im Blütenstiel verläuft ein Ring von dicht gedrängten Leitbündeln. Von ihm ziehen zehn Bündel nach außen und lassen in der Medianen die zwei Dorsalbündel der beiden Karpelle und transversal je drei Bündel zurück, die dort, wo sich der Blütenbecher von der Wand des parakarpen Fruchtknotens trennt, zu je einem Plazentarnerven verschmelzen. Von den zehn Bündeln, die nun in dem freien Blütenbecher verlaufen, teilen sich fünf in die Kelchblattmittelrippen und die Kelchstaubblattnerven, die alternierenden fünf geben nach außen je zwei Kelchlateralia und das Kronblattbündel ab und versorgen später die Kronstamina. Diese werden weiter oben etwa gleichzeitig mit den Kelchstamina, den Sepalen und den Petalen frei.

Im oberen Bereich des Fruchtknotens spalten sich die beiden Plazentarnerven nach der Versorgung der Samenanlagen in mehrere Bündel auf, die mit den Dorsalmediani bis fast in die Spitzen der Karpelle ziehen.

Tellima grandiflora (Pursh) R. Br.

zeigt folgende Unterschiede zu *Tiarella cordifolia:* Die zehn nach außen ziehenden Bündel lassen transversal nur je zwei Nerven zurück, die zu den beiden Plazentarnerven verschmelzen. Kurz bevor sich die Wand des Gynoeceums von dem Blütenbecher trennt, geben die zehn in ihm verlaufenden Bündel nach innen die Dorsalnerven und mehrere sich verzweigende Lateralnerven der beiden Karpelle ab.

Heuchera hispida Pursh

verhält sich wie *Tellima grandiflora,* nur daß die Kronstamina und ihre Bündel fehlen und daß von den in der Medianen liegenden Bündeln erst die Dorsalnerven abgegeben werden. Danach zweigen von allen zehn Bündeln auch die Lateralnerven der Karpelle ab.

Ribes sanguineum Pursh

Die zehn nach außen ziehenden Bündel lassen im Zentrum nur zwei transversale Plazentarnerven zurück. Dorsal- und Lateralnerven der Karpelle werden gleichzeitig nach innen abgegeben. Sonst bestehen keine wesentlichen Unterschiede zu *Heuchera hispida.*

Ribes nigrum L.

Der Blütenstiel zeigt einen Ring von nur fünf Leitbündeln. Die Lateralnerven der Karpelle zweigen entweder von den Plazentarnerven und den Dorsalbündeln oder von den Bündeln, die auf den Sektoren der Sepalen 1, 2 und 3 liegen, ab. Die Leitbündel der Petalen und mehrere Lateralnerven der Sepalen tauchen an der Peripherie des Blütenbechers ohne sichtbaren Anschluß an das übrige Leitbündelsystem auf. Sonst verhält sich *Ribes nigrum* wie *R. sanguineum.*

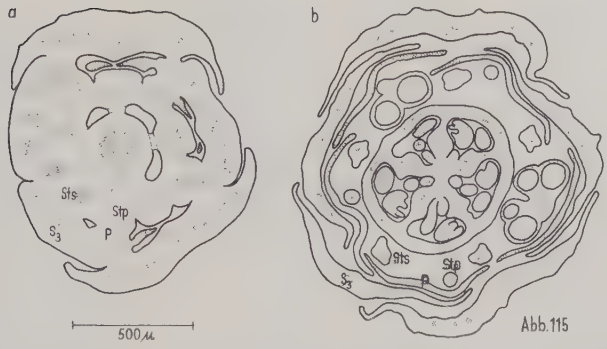


Abb. 115—122. *Spergula arvensis* L.
Abb. 115. Querschnitte durch eine Blütenknospe in verschiedener Höhe.

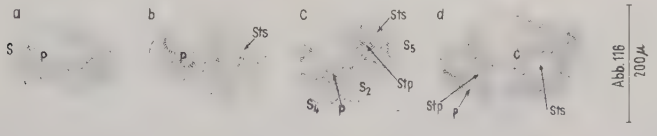
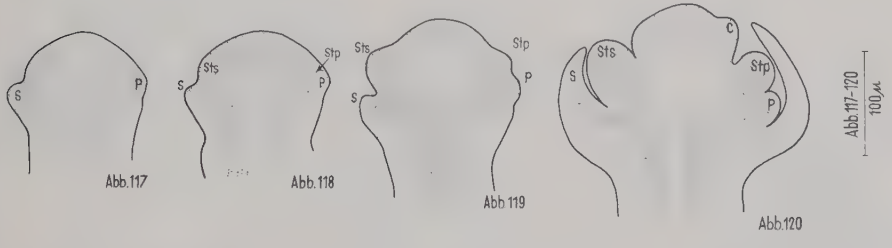


Abb. 116. Primordialhöckerentwicklung.
Abb. 117—122. Längsschnitte durch verschieden alte Blütenknospen.



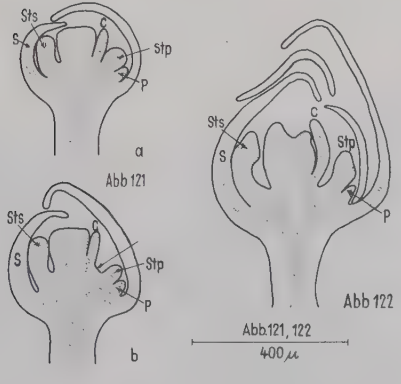


Abb. 123

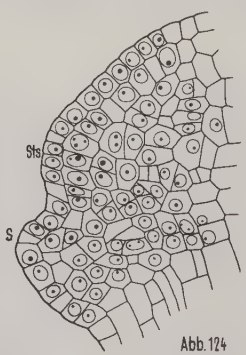


Abb. 124

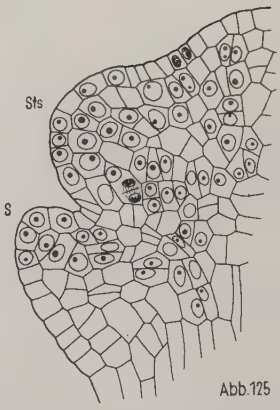


Abb. 125

Abb. 123—129. *Spergula arvensis* L.
Abb. 123. Junges Blütenprimordium. Abb. 117 vergrößert.
Abb. 124. Kelchsektor mit Periklinalteilungen in der dritten Schicht an der Stelle des zukünftigen Kelchstaubblattes. Ausschnitt aus Abb. 118.
Abb. 125. Ewas älteres Kelchstaubblattprimordium. Ausschnitt aus Abb. 119.

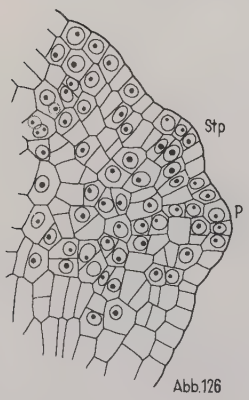


Abb. 126

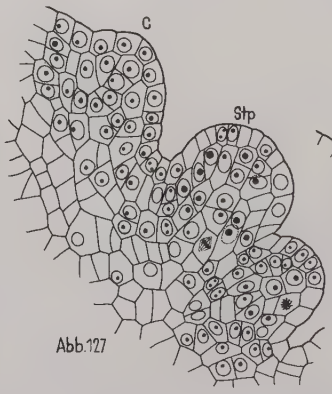


Abb. 127

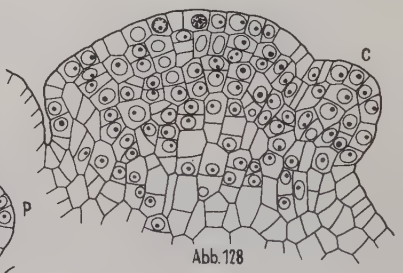
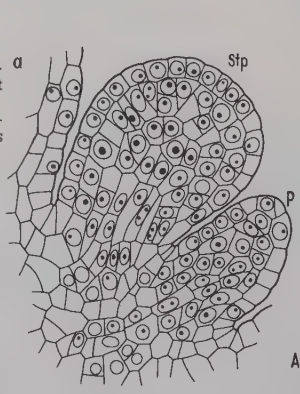


Abb. 128

Abb. 126. Kronblattsektor mit Periklinalteilung in der dritten Schicht an der Stelle des zukünftigen Kronstaubblattes.
Abb. 127. Etwas älteres Kronstaubblattprimordium und junge Karpellanlage. Ausschnitt aus Abb. 120.
Abb. 128. Junges Gynoeceum. Längsschnitt.

Abb. 129a. Voll entwickeltes Kronstaubblattprimordium. Ausschnitt aus Abb. 121a.
Abb. 129b. Reduziertes Kronstaubblattprimordium. Ausschnitt aus Abb. 121b.



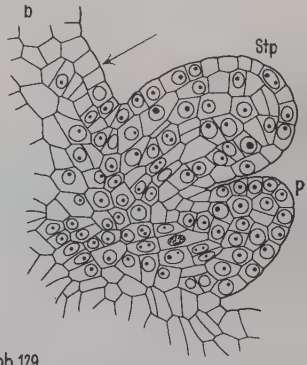


Abb. 129

Abb. 123-129
50 µ

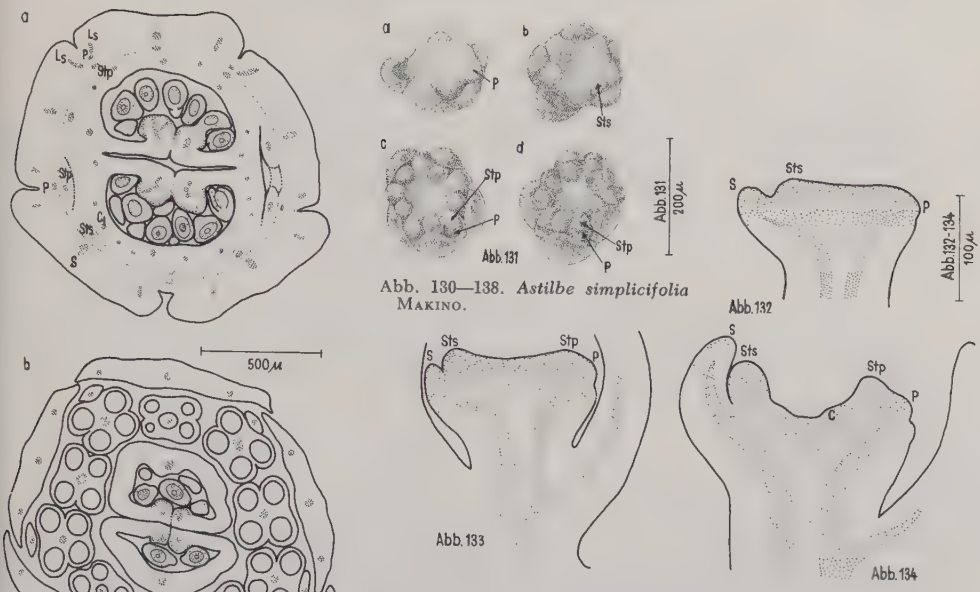


Abb. 130—138. *Astilbe simplicifolia* Makino.

Abb. 130. Querschnitte in verschiedener Höhe durch eine Blütenknospe.
Abb. 131. Primordialhöckerentwicklung.

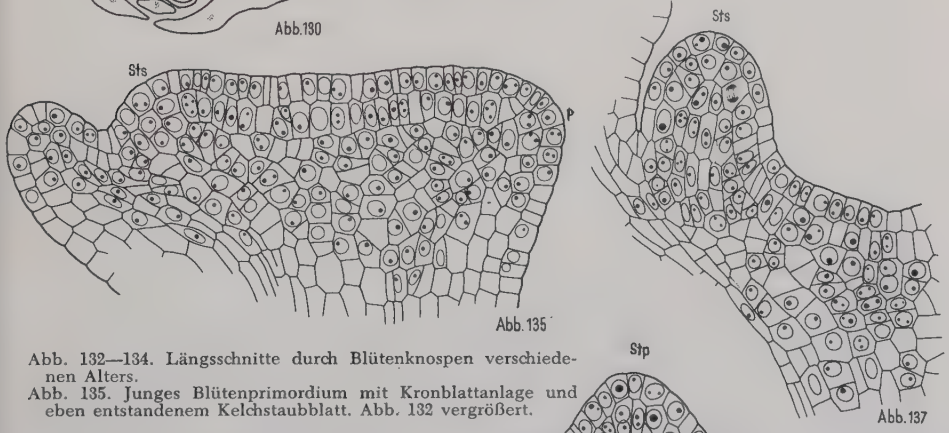


Abb. 132—134. Längsschnitte durch Blütenknospen verschiedenen Alters.
Abb. 135. Junges Blütenprimordium mit Kronblattanlage und eben entstandenem Kelchstaubblatt. Abb. 132 vergrößert.

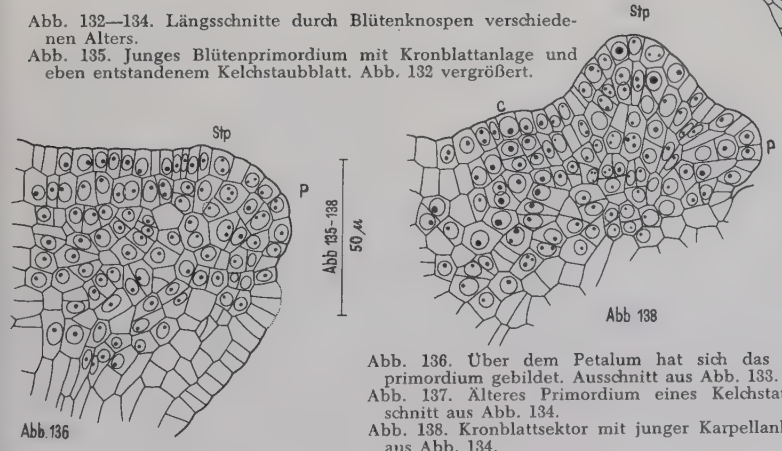
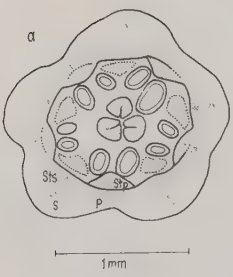
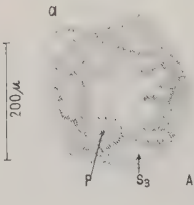
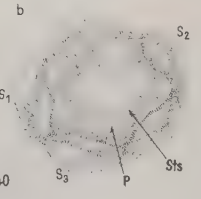


Abb. 136. Über dem Petalum hat sich das Kronstaubblattprimordium gebildet. Ausschnitt aus Abb. 133.
Abb. 137. Älteres Primordium eines Kelchstaubblattes. Ausschnitt aus Abb. 134.
Abb. 138. Kronblattsektor mit junger Karpellanlage. Ausschnitt aus Abb. 134.







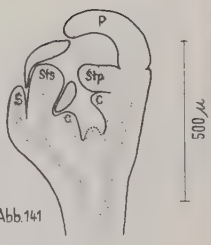
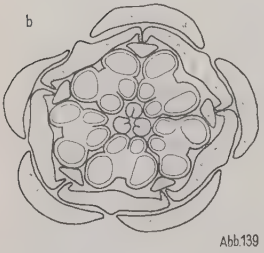
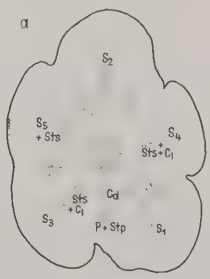


Abb. 139—141. *Deutzia gracilis* Sieb. et Zucc.
Abb. 139. Querschnitte in verschiedener Höhe durch eine Blütenknospe.
Abb. 140. Primordialhöckerentwicklung.
Abb. 141. Längsschnitt durch eine Blütenknospe.





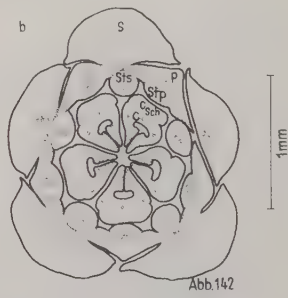


Abb. 142—145. *Sedum maximowiczii* Reg.
Abb. 142. Querschnitte in verschiedener Höhe durch eine Blütenknospe.
Abb. 143. Primordialhöckerentwicklung.

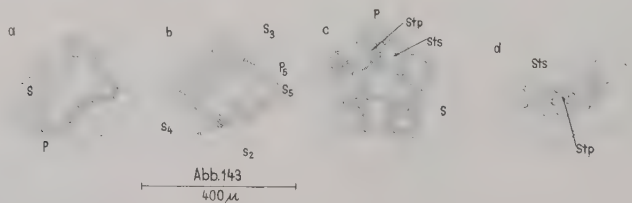
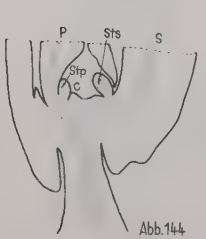


Abb. 144—145. Längsschnitte durch zwei Blütenknospen verschiedenen Alters.
Abb. 146a—c. *Phytolacca icosandra* L. Primordialhöckerentwicklung.



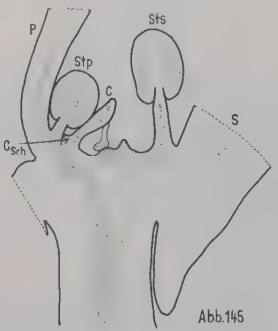
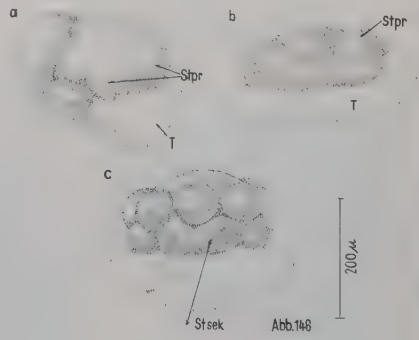


Abb. 144-145
500 µ



Bei *Tiarella, Tellima, Heuchera* und *Ribes* ist der Blütenbecher viel stärker ausgeprägt, da die Glieder des Perianths und des Androeceums erst beträchtlich oberhalb des Niveaus frei werden, auf dem sich die Wand des Fruchtknotens und der Blütenbecher voneinander trennen. Das Gynoeceum der fünf Arten ist im untersten Bereich, der sich aber nur bis zu höchstens 10 μ erstreckt, synkarp, wird dann parakarp und zeigt im oberen Teil freie Narbenäste. *Ribes* macht hiervon allerdings eine Ausnahme: Die Narbenäste sind, besonders stark ausgeprägt bei *Ribes nigrum,* zu einem echten Griffel verwachsen.

Die Blüten aller hier besprochenen Saxifragaceen-Arten zeigen eine mäßig starke Obdiplostemonie, sofern sie zwei Staubblattkreise besitzen.

Crassulaceae

Leitbündelverlauf

Sedum acre L.

Im Blütenstiel sieht man einen Leitbündelstrang mit Innenxylem, der sich in einen Ring von fünf Leitbündeln auflöst. Von ihm zweigen als erstes in der Reihenfolge der Kelchblattentstehung die fünf Mittelrippen der Kelchblätter ab. Während die Lateralnerven der Sepalen 4 und 5 von ihren Mittelrippen abgegeben werden, ziehen fünf alternisepale Stränge als Lateralnerven von der Stammstele in die übrigen Sepalen, wobei das zwischen Sepalum 1 und 3 gelegene Bündel je eine Abzweigung in die beiden Sepalen sendet. Diese alternisepalen fünf Bündel lassen auf ihrem Wege nach außen fünf Nerven zurück, von denen, gleichzeitig mit der Ausgliederung der Kelchstaubblattnerven aus der Stammstele, zuerst die Dorsalmediani der Karpelle, darauf die Kronstaubblattbündel abzweigen. Die außen verbleibenden Bündel versorgen die Petalen. Die Lateralnerven der Karpelle werden in Paaren von den Dorsalmediani abgegeben und ziehen fast horizontal an den nach außen rückenden Kelchstaubblattnerven vorbei in die episepalen Scheidewände des Fruchtknotens. Dieser ist im untersten und kleinsten Teil synkarp, zur Hauptsache aber apokarp. Die Kronstamina sind deutlich weiter von der Blütenmitte entfernt als die Kelchstamina; die Blüte ist also obdiplostemon.

Crassula dejecta Jacq.

Der Blütenstiel zeigt im Zentrum einen Leitbündelstrang mit Innenxylem, der aber auf der Höhe, wo die Bündel der Sepalen quincuncial abzweigen, bereits mehrere Markzellen umschließt. Nach einem längeren Zwischenraum erscheinen die Bündel der Petalen in Alternanz zu den vorigen. Sie lassen auf ihrem Wege nach außen die Karpelldorsalnerven zurück. Wieder etwas später werden die Bündel der Kelchstamina von der Stammstele abgegeben. Bis auf das Fehlen der Kronstamina und ihrer Bündel verhält sich *Crassula* sonst wie *Sedum acre.*

Sedum aizoon L. ssp. *kamtschaticum* (F. et M.) Froed.

zeigt zu *S. acre* folgende Unterschiede: Der Blütenstiel ist von einem Ring dicht gedrängter Leitbündel innerviert. Die Bündel der Kelchblätter erscheinen ungefähr gleichzeitig. Die Kelchlateralia werden von den alternisepalen Nerven abgegeben, die die Bündel der Kronstaubblätter und der Petalen enthalten.

Sedum maximowiczii Reg. (= *S. aizoon* L.)

A. Leitbündelverlauf

S. maximowiczii unterscheidet sich von *S. acre* dadurch, daß die Bündel der Kelchstamina unmittelbar im Anschluß an die Kelchblattnerven ausgegliedert werden. Die Bündel der Sepalen 4 und 5 sind sogar eine kurze Strecke mit den Bündeln der superponierten Stamina vereinigt (Abb. 142a). Abb. 142b zeigt einen Querschnitt durch ein Niveau der Blüte, wo die Blütenorgane gerade aus dem kurzen Blütenbecher frei werden. An der Außenseite der epipetalen Karpelle sind die Karpellschüppchen (Csch) zu sehen.

Auf den Leitbündelverlauf im Gynoeceum wird hier nicht näher eingegangen. Er wird ausführlich bei Wassmer (1955) behandelt.

B. Primordialhöckerentwicklung

An den halbkugelförmigen Blütenprimordien entstehen die Sepalen in einer $^2/_5$-Schraube, mit Sepalum 2 median hinten. Danach beginnt der Blütenscheitel sich abzuflachen und an seinem Rande zwischen den Sepalen die fünf Kronblätter vorzuwölben (Abb. 143a), die nicht im Wachstum zurückbleiben, wie es zum Beispiel bei den meisten Saxifragaceen der Fall ist. Die Petalen entstehen nicht simultan, da sie unterschiedlich groß sind. Das gleiche gilt auch für die nun episepal erscheinenden Kelchstamina, die in der Reihenfolge der Entstehung den Sepalen entsprechen: Die vor den Sepalen 1 und 2 liegenden Staubblatthöcker sind am größten, der vor Sepalum 5 liegende ist dagegen noch kaum zu erkennen (Abb. 143b). Der Blütenscheitel ist jetzt schon etwas eingesenkt, was sich noch verstärkt, wenn nach einem größeren Zeitraum zwischen den bereits sehr großen Kelchstamina die Kronstamina sichtbar werden (Abb. 143c, d). Sie sind sehr viel kleiner als die Kelchstamina zum Zeitpunkt der Anlegung, so daß unter ihnen — der Blütenscheitel ist ja konkav — mehr Platz ist und die Karpelle epipetal entstehen.

Es herrschen in bezug auf die Anlegung der Petalen und der Stamina dieselben Verhältnisse wie bei den Rutaceen. Die Primordien der Kronstamina stehen anfangs sogar oft mit dem inneren Rand ihrer Basisfläche etwas weiter innen als die Kelchstaubblätter. Im Laufe der Blütenentwicklung jedoch macht sich wie bei den Saxifragaceen ein stärkeres zentrifugales Wachstum des Kronblattsektors bemerkbar, so daß die kurz mit den Petalen verwachsenen epipetalen Stamina allmählich etwas nach außen rücken. Die nachträgliche Ent-

wicklung der epipetalen Karpellschuppen (Abb. 142b, 145: C_{sch}) trägt dazu bei, den obdiplostemonen Eindruck der Blüte zu verstärken.

Das wird deutlich, wenn man die beiden Blütenlängsschnitte von *Sedum maximowiczii* vergleicht: Bei der Entwicklung von dem jüngeren Stadium (Abb. 144) zu dem älteren (Abb. 145) ist der innere Basisrand des Kronstaubblattes um 147 µ, der des Kelchstaubblattes nur um 116 µ nach außen gerückt. Die entsprechenden Maße für die äußeren Ränder betragen 156 µ bzw. 153 µ.

IV. Vergleichender Teil

1. Der Blütenvegetationspunkt — Bildung von „Blütenbechern" (floral cup)

In den weitaus meisten Fällen zeigten die Blütenscheitel ein Dermatogen und ein Subdermatogen, das sich zwar gut gegen das Zentralmeristem abgrenzen ließ, aber doch hin und wieder Periklinalteilungen aufwies: Hierher gehören die untersuchten Rutaceen, Geraniaceen und Zygophyllaceen. Bei *Ailanthus* konnte kein Subdermatogen festgestellt werden. Bei den Caryophyllaceen, Saxifragaceen und Limnanthes dagegen ist das Zentralmeristem von zwei sich fast ausnahmslos antiklin erweiternden Zellschichten umgeben.

Die Form des Blütenscheitels variierte in hohem Maße: Einen stark gewölbten Blütenkegel besitzen *Ailanthus* und außer der abgeleiteten Gattung *Agathosma*, bei der er nur sehr schwach gewölbt ist, alle untersuchten Rutaceen, weiterhin die Caryophyllaceen und Zygophyllaceen.

Bei *Limnanthes* und den *Geranium*arten flacht sich der Blütenscheitel nach der Ausgliederung der Sepalen ab und bildet bis zur Entstehung des Gynoeceums ein ebenes Plateau.

Die Crassulaceen weisen einen zunächst schwach gewölbten Blütenvegetationspunkt auf, der sich aber bei der Bildung der Kelchstamina abflacht und danach sogar etwas einsenkt.

Diese Becherbildung ist dann bei den Saxifragaceen ganz besonders stark ausgeprägt und beginnt schon bei der Anlegung der Petalen.

Zu dem Blütenbecher bzw. unterständigen Fruchtknoten der Saxifragaceen ist noch folgendes zu sagen: Takhtajan (1959) gibt an, daß der unterständige Fruchtknoten meist dadurch entstehe, daß die zu einer Blütenröhre verwachsenen Basen der Kelch-, Kron- und Staubblätter mit der Wand des Gynoeceums verwachsen (appendikulare Natur des Blütenbechers). In einigen seltenen Fällen wie *Darbya* (Santalaceae), den Cactaceae oder Aizoaceae seien allerdings Blütenbecher receptakularer Herkunft nachgewiesen worden, und zwar anhand des Leitbündelverlaufs.

In allen diesen Fällen handelt es sich aber um eine sehr späte Bildung; das Wachstum des Blütenbodens setzt erst ein, wenn alle Blütenorgane schon „in beträchtlichem Maße" ausgebildet sind, was gleichzeitig bedeutet, daß

auch die Leitbündel der Organe schon vorhanden sind. Es ist dann nicht anders zu erwarten, als daß in der adulten Blüte die Leitbündel den ursprünglichen, akropetalen, wenn auch verschobenen Verlauf zeigen.

Denkbar sind aber auch solche Fälle, bei denen die Blütenbecherbildung wesentlich früher einsetzt, noch vor der Anlegung der meisten Blütenorgane. Die Leitbündel, die ja immer erst nach den zugehörigen Organen entstehen, richten sich nach den Verhältnissen, die sie bei ihrer Anlegung vorfinden. Ist also bereits ein Blütenbecher vorhanden, so ist der Leitbündelverlauf selbstverständlich dementsprechend. Ein Beispiel für eine solche frühe Achsenbecherbildung ist nun gerade *Astilbe,* die sich wahrscheinlich genau so verhält wie die übrigen Saxifragaceen. Hier wird die Becherbildung eindeutig im Achsenmeristem eingeleitet, noch ehe die Stamina durch Periklinalteilungen im Subdermatogen angelegt worden sind. Der Blütenbecher ist also zunächst receptakularer Natur und wird erst später durch die verwachsenen Basen der Perianth- und Staubblätter fortgesetzt. Es handelt sich also bei den Saxifragaceen um einen Blütenbecher, der im unteren Teil receptakularer Herkunft ist.

2. Die Blütenorgane

Die Sepalen entstehen immer in einer $^2/_5$-Schraube; bei vorblattlosen Blüten, wie *Limnanthes* sie hat, mit Primulaceeneinsatz, bei Blüten mit Vorblättern mit Sepalum 2 median hinten. Hin und wieder macht sich diese schraubige Stellung auch noch im Leitbündelverlauf bemerkbar wie bei manchen Caryophyllaceen, Saxifragaceen und Crassulaceen. Die Kelchblätter werden ausschließlich aus den Abkömmlingen des Dermatogens und des Subdermatogens aufgebaut.

Dasselbe gilt auch für die Petalen, die meistens, abgesehen von *Sedum maximowiczii,* simultan entstehen, wenn nicht eine Seite des Blütenprimordiums gegenüber der anderen Seite gefördert ist wie bei *Ruta, Limnanthes* und in geringerem Maße auch bei *Deutzia.* Die Petalen verhalten sich in ihrer Wachstumsgeschwindigkeit sehr unterschiedlich. Bei den Crassulaceen, *Peganum* (Zygophyllac.), *Ailanthus* (Simaroubac.), *Deutzia* (Saxifragac.) und den meisten Rutaceen eilen sie im Wachstum den Staubblättern voraus, so daß diese immer von den Kronblättern überdeckt werden. Bei *Choisya* allerdings sind die Petalen etwas gehemmt, so daß sie nach einiger Zeit kürzer sind als die Kronstamina. Dasselbe gilt auch für *Limnanthes.*

Beide Gattungen leiten zu den Formen über, bei denen die Petalen ein stark gehemmtes Wachstum zeigen. Hierher gehören: Die meisten Geraniaceen, Zygophyllaceen und Saxifragaceen und alle Caryophyllaceen. Die Petalen sind nach der Anlegung kaum sichtbar, bleiben lange Zeit wesentlich kleiner als die Stamina und wachsen erst kurz vor der Anthese zu ihrer vollen Länge aus.

Die Kelchstamina entstehen meist simultan bis auf die schon erwähnten Gattungen *Sedum, Ruta, Limnanthes* und *Deutzia* und die Caryophyllaceen. Bei den letzteren handelt es sich aber nicht um die Förderung der einen Seite des Blütenprimordiums, sondern um eine anscheinend schraubige Anlegung der Kelchstamina. Die Reihenfolge, in der die Stamina erscheinen, entspricht aber nicht einer $^2/_5$-Schraube und deutet noch weniger auf die Fortsetzung der Kelchblattschraube hin, wie es bei Buxbaum (1961) als erwiesen angenommen wird. Tatsache ist nur, daß die ganz jungen Primordien der Kelchstamina von unterschiedlicher Größe sind und um so höher am Blütenkegel stehen, je größer sie sind.

Die Kronstamina entstehen immer später als die Kelchstamina und bis auf die genannten Fälle von einseitiger Förderung des Blütenprimordiums immer simultan. Da sie meistens sehr viel kleiner angelegt werden als die Kelchstamina, stehen sie zwischen diesen, doch immer noch so, daß die Mittelpunkte ihrer Basisflächen etwas höher am Blütenscheitel stehen als die Mittelpunkte der Kelchstaubblattbasen. Es wurde nie beobachtet, daß die Kronstaubblätter etwa außer- oder unterhalb der Kelchstaubblätter angelegt wurden. Bei *Monsonia* (Geraniac.) und *Peganum* (Zygophyllac.) sind vor jedem Kronblatt zwei Stamina entwickelt.

Manchmal, wie bei *Cerastium* und besonders bei *Spergula,* neigen die Kronstamina zum Schwinden und zeigen alle Übergänge von fertilen über staminodiale Bildungen bis zum völligen Abort. Staminodial ausgebildet sind auch die Kronstaubblätter von *Agathosma* (Rutac.) und *Erodium* (Geraniac.). Die Beteiligung der dritten Schicht am Aufbau der Staubblattprimordien ist verschieden. Meist beginnt die Anlegung im Subdermatogen mit einigen benachbarten Periklinalteilungen; bei den Kronstamina sind es oft weniger als bei den Kelchstamina. Erst danach teilen sich die Zellen der äußersten Zentralmeristemschicht, und deren Abkömmlinge treten in die Basis des Primordiums ein. Bei *Limnanthes* werden die Staubblätter hauptsächlich vom Subdermatogen aufgebaut. Bei *Geranium, Zygophyllum* und *Astilbe* ist die Beteiligung der dritten Schicht etwas und bei *Ailanthus, Dictamnus* und *Choisya* wesentlich stärker. Bei den beiden zuletzt genannten Gattungen sind der Grund für die erste Vorwölbung des Staubblattprimordiums sogar Teilungen in der dritten Schicht. Das gleiche gilt auch für *Cerastium* und *Spergula.* Bei beiden ist aber um das Gynoeceum ein schwacher Blütenbecher entwickelt, dessen vielleicht zunächst receptakulare Natur sich in der Spaltung der äußersten Zentralmeristemschicht offenbaren könnte. Bei *Dictamnus* und *Choisya* ist aber von einem Blütenbecher nichts zu sehen. Ob es sich daher bei den untersuchten Rutaceen und Caryophyllaceen um homologe bzw. vergleichbare Vorgänge handelt, vermag ich nicht zu sagen.

Die bei der Anlegung der Stamina gegebenen Stellungsverhältnisse werden häufig durch nachträgliche Wachstumsvorgänge verändert.

(Vergl. Leins [1964a].) Davon werden sowohl die Kelch- als auch die Kronstaubblätter betroffen. Bei *Ailanthus, Geranium, Erodium* und *Tribulus* gelangen die Kelchstamina dadurch auf ein höheres Niveau, daß ein kurzer Achsenabschnitt unterhalb der Kelchstamina nachträglich stark in die Länge wächst und zu einer Drüse ausgestaltet wird. Die Kronstamina dagegen werden etwas später nach außen verschoben, bei *Ailanthus* durch die späte Entwicklung der Diskuslappen, bei *Geranium* durch die Einschaltung eines kurzen Internodiums zwischen Karpell und epipetales Staubblatt. Bei *Crassula* und *Sedum* werden die Kronstamina durch die späte Ausbildung der Karpellschuppen und durch radiales Wachstum des Blütenbodens nach außen verschoben. Dieser Vorgang ist auch bei *Astilbe* zu finden, und zwar schon zu einem Zeitpunkt, zu dem die Karpelle eben angelegt worden sind. Alle diese Wachstumsverschiebungen führen zu einer obdiplostemonen Stellung der Stamina oder zu ihrer Verstärkung. Bei *Ruta* dagegen werden nachträglich diplostemone Verhältnisse geschaffen, indem die Basisflächen der Petalen sich zur Blütenmitte hin ausdehnen und so die Kronstamina auf ein etwas höheres Niveau schieben.

Entsprechend der zeitlichen Differenz zwischen der Anlegung der Kelch- und der Kronstamina sind diese etwas kürzer als die Kelchstaubblätter. Eine Ausnahme hiervon macht *Peganum,* dessen Kronstaubblätter eine nachträgliche Förderung erfahren.

Stehen vor einem Perianthblatt zwei Stamina, so werden sie von vornherein getrennt angelegt; es konnte nie beobachtet werden, daß sich die beiden Organe durch Spaltung aus einem Primordium gebildet haben [z. B. *Peganum, Phytolacca* (Abb. 146a)].

Als letzte Organe erscheinen am Blütenscheitel die Karpelle. Sie werden ausschließlich vom Dermatogen und Subdermatogen aufgebaut.

Im Zusammenhang mit der Obdiplostemonie interessierte besonders die Stellung der Karpelle bei Isomerie des Androeceums und Gynoeceums. Deshalb wurden mit Vorrang solche Objekte untersucht, die fünf Karpelle besitzen. Eine Ausnahme davon sind *Agathosma* und *Peganum* mit drei und *Astilbe* und *Deutzia* mit zwei Karpellen.

Dabei stellte sich nun heraus, daß die Karpelle bei der Anlegung am Blütenscheitel genau den gleichen Gesetzen folgen wie die übrigen Blütenorgane: Der Ort ihrer Entstehung liegt so weit wie möglich vom Gipfel des Blütenscheitels entfernt. Nur bei *Spergula arvensis,* bei der die Glieder des epipetalen Staubblattwirtels meist mehr oder weniger starke Reduktion zeigen, befinden sich je nach dem Grad der Reduktion mehr oder weniger große Zwischenräume zwischen Kronstaubblatt und Karpell. Das bedeutet, daß die Karpelle immer da angelegt werden, wo der meiste Platz zur Verfügung steht (Velenovský, 1910: S. 877, 880). In vielen Fällen sind die Kelchstamina so mächtig entwickelt, daß die oberen Ränder ihrer Basisflächen höher liegen als

die kleinen Kronstaubblätter: Dann entstehen die Karpelle epipetal. Liegen die oberen Ränder der Kronstamina dagegen höher, so entstehen die Karpelle episepal. Besonders gut kann man diese Erscheinung an den beiden Caryophyllaceen-Gattungen *Cerastium* und *Spergula* beobachten. Bei *Cerastium* sind die Primordien der Kronstamina kräftig entwickelt und stehen größtenteils etwas höher am Blütenkegel als die Kelchstaubblätter: Die Karpelle werden episepal angelegt. Bei *Spergula* sind die Kronstaubblätter meist reduziert, in jedem Fall aber im Verhältnis zu den Kronstamina von *Cerastium* schwächer entwickelt. Sie stehen immer etwas tiefer als die wesentlich größeren Kelchstaubblattprimordien: Die Karpelle entstehen dementsprechend epipetal.

Es erübrigt sich also, entweder besonders starke erbliche Fixierung der episepalen Karpellstellung (Čelakovský, 1875) oder sogar zwei Karpellwirtel anzunehmen, von denen entweder der eine oder der andere zur Ausbildung kommt (Braun, 1843; Döll, 1862; Ruff, 1931; Mattfeld, 1938).

3. Drüsengewebe

In jedem Fall entstehen Drüsen unterhalb oder an der Basis der Staubblätter und Diskusbildungen zwischen Androeceum und Gynoeceum sehr spät: Alle Blütenorgane sind nicht nur bereits angelegt, sondern haben schon einen beträchtlichen Teil ihrer Entwicklung zurückgelegt. Bei *Ailanthus* ist zwar der Ort der Drüsenentstehung unterhalb der Kelchstamina schon sehr frühzeitig zu erkennen; das liegt aber daran, daß es sich hier um eine Stelle des Blütenbodens handelt, die von den Blütenorganen nicht ausgenutzt werden kann. Die sehr umfangreichen Kronblattprimordien stoßen nämlich seitlich fast aneinander; es bleibt so zwischen ihnen ein schmaler Streifen stehen, der aber für die Anlegung der ebenfalls sehr großen Kelchstaubblatthöcker nicht ausreicht. Diese erscheinen deshalb nicht unmittelbar über den Kelchblättern, sondern erst jeweils oberhalb des schmalen Streifens zwischen den Petalen. Diese Streifen „unausgenutzten" Blütenbodens werden dann später zu den episepalen Drüsen ausgestaltet.

Drüsen, die aus der Achse unterhalb der Kelchstamina hervorgehen, kommen auch bei *Geranium, Erodium* und *Tribulus* vor. Dagegen entstehen die Staminaldrüsen der Caryophyllaceen und Limnanthaceen aus der Basis der Filamente.

4. Leitbündelverlauf

Wenn man die Verhältnisse am jungen Blütenprimordium mit dem Leitbündelverlauf älterer Blütenknospen vergleicht, so gelangt man zu derselben Ansicht, zu der auch Čelakovský, Goebel, Hirmer (1918) und Arber (1933) gekommen sind: Daß der Leitbündelverlauf etwas verhältnismäßig Sekundäres ist, was bei der Beurteilung einer Blüte oder eines Organs nicht überbewertet werden darf. Das Primäre ist das Organprimordium, das erst dann innerviert wird, wenn es etwas herangewachsen ist. Hat es in dieser

Zeitspanne seine Stellung am Blütenscheitel verändert, so entspricht der Verlauf des jetzt erst entstehenden Leitbündels natürlich den neuen Stellungsverhältnissen. Aber auch bei später erfolgenden Organverschiebungen, die durch das entsprechend gerichtete Wachstum des Blütenbodens verursacht werden, erfahren die eben in diesem Blütenboden verlaufenden Leitbündel eine Verlagerung.

Als ursprünglicher sind solche Blüten anzusehen, bei denen die Leitbündel entsprechend den Organkreisen in deutlich getrennten Wirteln der Stammstele entspringen. Zunehmende Verschmelzung von Bündeln aufeinanderfolgender Wirtel ist dagegen abgeleitet.

Besonders interessant und viel diskutiert im Zusammenhang mit der Obdiplostemonie ist die Vereinigung der Kronblattnerven mit denen der epipetalen Stamina, weil sie häufig als das Anzeichen für eine enge Beziehung zwischen den beiden Organen angesehen wird. Bei *Ailanthus, Klainedoxa,* allen besprochenen Rutaceen (außer *Agathosma), Geranium phaeum, Tribulus* und *Limnanthes* entspringen die Leitbündel der Kronstaubblätter der Stammstele unabhängig von den Kronblattnerven. Ein Zusammenhang mit der Größe der Kronblattprimordien ergibt sich dabei nicht, denn *Geranium* und *Tribulus* besitzen gehemmte Petalen. Das gleiche gilt umgekehrt auch für *Agathosma, Erodium, Monsonia, Peganum,* die Saxifragaceen und Crassulaceen, bei denen gehemmte und ungehemmte Petalen vorkommen, obwohl Kronblatt- und Kronstaubblattnerv immer als gemeinsames Bündel ausgegliedert werden.

Innerhalb der Caryophyllaceen, die ja alle gehemmte Petalen besitzen, gibt es alle Übergänge zwischen unabhängigen und mit den Kronblattnerven verschmolzenen Kronstaubblattbündeln. *Cerastium chlorofolium* F. et M., *Cucubalus baccifer* L., *Tunica saxifraga* (L.) Scop., *Melandrium diurnum* (Sibth.) Fr., *Vaccaria grandiflora* (Fisch.) Jaub. et Spach, *Gypsophila elegans* Bieb. und *Silene armeria* L. zeigten keine Verschmelzung der Kronstaubblattnerven mit denen der Petalen. *Stellaria holostea* L., besonders aber *Saponaria ocymoides* L. stellen Übergangsformen dar. Bei dieser Art zweigen die Kronstaubblattbündel innerhalb einer Blüte zum Teil aus der Stammstele, zum Teil von den Kronblattnerven ab. Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen fand Thomson (1942) für *Cerastium vulgatum* [= *C. fontanum* Baumg. ssp. *triviale* (Link) Jalas] und *C. arvense* sowie für die Gattung *Saponaria* eine anfängliche Verschmelzung der Kronblattnerven mit den Bündeln der Kronstamina. Bei *Saponaria officinalis* L., *Spergula arvensis* L. und *Spergularia rubra* (L.) Presl. dagegen sind die Kronstaubblattnerven immer mit den Bündeln der Petalen verschmolzen.

Die zuerst genannten Caryophyllaceen sind alle schwach diplostemon. Die Leitbündel der Kronblätter und der Kronstamina, die etwa in der Längsachse der Organe verlaufen, liegen verhältnismäßig weit voneinander entfernt und sind daher getrennt. Die zuletzt genannten Arten jedoch sind schwach

obdiplostemon. Hier liegen die Längsachsen der Kronblätter und Kronstamina dichter zusammen, so daß eine Verschmelzung der Leitbündel beider sinnvoll erscheint.

Daß auch Drüsengewebe innerviert sein kann, zeigen die episepalen Drüsen der Geraniaceen, von *Tribulus* und *Limnanthes* und der Diskus der Rutaceen und Simaroubaceen.

5. Allgemeiner Vergleich

Bei einem Vergleich aller untersuchten Arten fällt zunächst einmal auf, daß sich hinsichtlich der Entwicklungsgeschichte der Petalen zwei Gruppen unterscheiden lassen, die durch wenige Übergangsformen verbunden werden: Die erste Gruppe zeichnet sich dadurch aus, daß die Petalen sich im Wachstum genauso verhalten wie die Sepalen; sie sind nicht gehemmt. Hierher gehören: *Ailanthus, Ruta, Dictamnus, Peganum, Crassula, Sedum, Deutzia* und *Agathosma.*

Die zweite Gruppe ist dadurch gekennzeichnet, daß die Petalen sich nach ihrer Anlegung nur sehr langsam weiterentwickeln, in ihrem Wachstum also gehemmt sind und lange Zeit kürzer als die Stamina bleiben. Zu dieser Gruppe gehören: *Geranium, Zygophyllum, Tribulus, Cerastium, Spergula* und *Astilbe.*

Von der Größe der Kronblattprimordien und auch der Kronstaubblatthöcker hängen nämlich die Lageverhältnisse am jungen Blütenprimordium und damit die Bedingungen dafür ab, ob die Blüte diplostemon oder obdiplostemon wird. In der folgenden Tabelle sind alle untersuchten Arten mit den Eigenschaften ihrer Petalen und Kronstamina zusammengestellt. Dabei bedeutet:

P Petalum nicht gehemmt
P Petalum mäßig gehemmt
p Petalum stark gehemmt

Stp Kronstaubblatt gegenüber dem Kelchstaubblatt nicht gemindert
Stp Kronstaubblatt etwas gemindert
stp Kronstaubblatt stark gemindert

Außerdem wurde das Vorkommen von sekundären Organverschiebungen mit + angemerkt und angegeben, ob die Art diplostemon oder obdiplostemon ist.

Ailanthus	**P**	stp	+	obdiplostemon
Klainedoxa	—	—		diplostemon
Ruta	**P**	stp	+	diplostemon
Dictamnus	**P**	stp		schwach obdiplostemon
Choisya	P	stp		schwach obdiplostemon
Correa	—	—		obdiplostemon
Agathosma	**P**	stp		diplostemon
Geranium	p	**Stp**	+	obdiplostemon
Erodium	—	—		obdiplostemon
Monsonia	—	—		obdiplostemon
Zygophyllum	p	Stp		schwach obdiplostemon

Tribulus	p	Stp	+	obdiplostemon
Peganum	**P**	2 stp		obdiplostemon
Limnanthes	P	**Stp**		diplostemon
Cerastium	p	**Stp**		schwach diplostemon
Spergula	p	stp		schwach obdiplostemon
Astilbe	p	**Stp**	+	obdiplostemon
Deutzia	**P**	**Stp**		diplostemon
Crassula	**P**	stp	+	obdiplostemon
Sedum	**P**	stp	+	obdiplostemon

Aus der Tabelle ergibt sich, daß Diplostemonie bei den Kombinationen **P-Stp**, P-**Stp**, p-**Stp** und Obdiplostemonie bei den Kombinationen **P**-stp, P-stp, p-stp entsteht. Das bedeutet: Blüten, in denen die Kronstamina nicht gegenüber den Kelchstamina gemindert sind, werden immer diplostemon, und zwar stark ausgeprägt bei nicht oder mäßig gehemmten Petalen, schwach ausgeprägt bei gehemmten Petalen.

Blüten hingegen, bei denen die Kronstamina mäßig oder stark gegenüber den Kelchstamina gemindert sind, werden immer obdiplostemon, ganz gleich, wie die Petalen beschaffen sind.

Demnach ergibt sich hieraus eine zweite und in bezug auf die Frage der Obdiplostemonie bessere Einteilung: Nämlich nach der relativen Größe der Kronstamina.

Da jedes Organ am Blütenkegel immer so weit außen wie nur möglich, meist unmittelbar über dem vorangegangenen Organ desselben Sektors angelegt wird, ist es verständlich, daß auch der Umfang des Kronblattprimordiums wichtig für die Lageverhältnisse ist. Je größer die Basisfläche des Kronblattes ist, desto weiter zieht sie sich in den meisten Fällen zwischen den Kelchstaubblättern am Blütenscheitel hinauf und desto höher liegt dann das Kronstaubblatt. Ist dieses dabei nicht gemindert (**P-Stp** bzw. P-**Stp**), so entstehen rein diplostemone Formen wie *Deutzia* und *Limnanthes*. Bei gemindertem Kronstaubblatt (**P**-stp bzw. P-stp) ergeben sich schwach obdiplostemone Blüten, wie der Anlage nach *Ailanthus, Ruta, Choisya, Crassula* und *Sedum* sie zeigen. Dafür, daß in diesem Fall etwas gehemmte Petalen den Effekt der Obdiplostemonie verstärken, ist *Choisya* ein Beispiel, wahrscheinlich auch *Correa*, von der mir leider nicht entsprechend junge Stadien zur Verfügung standen.

Aus dem Verwandtschaftskreis der Rutaceen und Simaroubaceen fallen drei diplostemone Gattungen heraus: *Klainedoxa, Irvingia* und *Agathosma*. *Agathosma* erfüllt alle Bedingungen, die zu einer obdiplostemonen Blüte führen müßten: Geförderte Petalen und geminderte Kronstamina, die sich sogar nur zu zipfelförmigen Staminodien entwickeln. Trotzdem ist die Blüte diplostemon. Die Erklärung liegt eben darin, daß die Kelchstamina gegenüber den Kronstamina so extrem gefördert sind. Bei den übrigen untersuchten Rutaceen waren die Kelchstamina bei der Anlegung der Kronstamina noch so klein, daß

die Kronstamina zwischen ihnen Platz fanden. Bei *Agathosma* aber sind sie schon so mächtig, daß ihre Basisflächen seitlich fast aneinanderstoßen und den Raum, den der Wirtel ihrer Primordien einnimmt, beinahe vollständig ausfüllen. Wenn die Kronstamina nun so weit außen wie nur möglich am Blütenscheitel angelegt werden, so ist das nur auf einem Niveau oberhalb der Kelchstamina zu verwirklichen. *Agathosma* ist also ein Beispiel dafür, daß Eigenschaften, wie sie eigentlich zur Obdiplostemonie führen müßten, zur sekundären Diplostemonie führen, wenn sie ins Extrem gesteigert sind.

Klainedoxa und *Irvingia,* die entweder zu den Simaroubaceen gerechnet oder in eine eigene Familie (Irvingiaceae, z. B. in TAKHTAJAN, 1959) gestellt werden, sind ebenfalls diplostemon. Leider standen mir auch hier wieder nur ältere Knospen zur Verfügung, so daß ich über die mögliche Entstehung der Diplostemonie nur Vermutungen äußern kann. Wie aus der Tabelle hervorgeht, wird eine Blüte dann diplostemon, wenn

a) Petalen und Kronstamina gefördert,
b) nur die Kronstamina gefördert sind,
c) bei geminderten Kronstamina diese sekundär verschoben werden,
d) durch extreme Minderung der Kronstamina sekundäre Diplostemonie erzeugt wird.

Aus der Tatsache, daß *Klainedoxa* episepale Karpelle besitzt, geht hervor, daß die Kronstaubblätter etwas höher am Blütenkegel gestanden haben müssen als die Kelchstamina, während die Karpelle angelegt wurden. Damit ist Punkt c ausgeschlossen, ebenso Punkt d, denn die Kronstamina sind nicht stark reduziert. Es bleiben also nur noch die Punkte a und b, d. h. es muß sich bei *Klainedoxa* um nicht geminderte Kronstamina handeln. Da bei den zur Untersuchung gelangten Vertretern der näheren Verwandtschaft nur mehr oder weniger geförderte Petalen vorkommen, ist mit einiger Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß es sich auch bei *Klainedoxa* um solche handelt. Bei der nahe verwandten *Irvingia,* die allerdings nur zwei Karpelle besitzt, darf man die gleichen Verhältnisse annehmen. *Klainedoxa* und *Irvingia* sind also ein Beispiel für echte Diplostemonie genau wie *Limnanthes.* Das bedeutet aber, daß man die hier untersuchten obdiplostemonen Blüten der Rutaceen und Simaroubaceen, durch Minderung der Kronstamina entstanden, von echt diplostemonen Formen abzuleiten hat. Oder man muß annehmen, daß die systematische Stellung von *Irvingia* und *Klainedoxa* falsch ist.

Die gleichen Verhältnisse wie die Rutaceen und Simaroubaceen zeigen auch die Crassulaceen: Nicht gehemmte Petalen und geminderte Kronstamina (**P**-stp). Es liegt deshalb nahe, auch bei ihnen die obdiplostemone Stellung von der diplostemonen abzuleiten.

Es sollen nun die Familien besprochen werden, bei denen die Petalen gehemmtes Wachstum zeigen. In ihnen findet man die Formen mit der stärksten Obdiplostemonie, wenn man von sekundären Veränderungen absieht:

Nämlich Formen mit gehemmten Petalen und geminderten Kronstamina (p-stp), wie es bei *Spergula* zu sehen ist. Sind die Kronstaubblätter nicht gemindert (p-**Stp**), so entstehen schwach diplostemone Blüten wie bei *Cerastium*. Auch *Geranium* und *Astilbe* gehören der Anlegung ihrer Organe nach in diese Gruppe; bei beiden aber finden nachträgliche Verschiebungen der Stamina statt, so daß die Blüten obdiplostemon werden.

Zwischen diesen beiden Typen vermitteln Formen, deren Petalen gehemmt, deren Kronstamina aber nur etwas gemindert sind (p-Stp), wie es bei *Zygophyllum* und *Tribulus* vorkommt.

Aus der Familie der Zygophyllaceen fällt nun wieder die Gattung *Peganum* heraus, die vor den Petalen je zwei Staubblätter besitzt. Diese Kronstamina sind im Verhältnis zu denen von *Zygophyllum* oder *Tribulus* wesentlich kleiner, so daß immer zwei von ihnen einem bei *Zygophyllum* entsprechen, was auf Dédoublement schließen läßt. Die Basisfläche eines Staubblattes von *Zygophyllum* wird also in zwei kleinere Flächen aufgeteilt, deren Durchmesser zusammen tangential eine größere Ausdehnung haben müssen als der Durchmesser des *Zygophyllum*staubblattes; radial dagegen ist die Ausdehnung natürlich geringer. Wenn diese Kronstaubblattpaare nun direkt über den Kronblättern entstehen, so müssen die oberen Ränder ihrer Basisflächen also verhältnismäßig tiefer liegen, als es bei dem einen Kronstaubblatt von *Zygophyllum* der Fall ist. Da sich bei *Peganum* außerdem die Insertionsflächen der Petalen nicht bis zwischen die Kelchstamina erstrecken, liegen die Staubblattpaare im Vergleich zu *Zygophyllum* viel weiter außen.

An diesem Beispiel sieht man besonders gut, wie ausschlaggebend auch die Form der Kronblattbasis ist: Zieht sie sich bis zwischen die Kelchstamina, so stehen die Kronstamina höher am Blütenscheitel, als wenn die Basisflächen auf den Bereich unterhalb des Kelchstaubblattwirtels beschränkt bleiben.

Durch fünf Staubblattpaare vor den Petalen zeichnet sich auch *Monsonia* unter den Geraniaceen aus. Im Gegensatz zu *Peganum* sind hier aber zunächst am Grunde sämtliche Stamina zu einem Ring verwachsen, während weiter oben durch Verwachsung der Kelchstamina mit zwei benachbarten Kronstamina fünf Dreiergruppen gebildet werden. Auch bei *Monsonia* standen mir leider nur zu alte Knospen zur Verfügung, so daß ich wieder nur Vermutungen äußern kann. Wahrscheinlich aber herrschen an jungen *Monsonia*knospen ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Peganum*. Bei *Peganum*, dessen Staubblattpaare man sich aus etwas geminderten Staubblättern entstanden denken muß, waren die Dreiergruppen aus einem Kelchstaubblatt und zwei benachbarten Kronstamina auffällig, die sich dadurch ergaben, daß die vor einem Petalum gebildeten Stamina den seitlichen Rändern der Petalen so nahe wie möglich standen. Bei *Monsonia* sind nun die Kronstaubblattpaare wahrscheinlich aus nicht geminderten Stamina abzuleiten, wie sie bei den

*Geranium*arten zu sehen sind. Daraus resultiert dann eine noch dichtere Stellung, die zu der *Monsonia* kennzeichnenden Verwachsung der Staubblätter führt.

V. Diskussion der Obdiplostemoniedeutungen

1. Theorie von einem ausgefallenen Blütenwirtel

Als erstes soll die Deutung besprochen werden, die einen Schwindekreis annimmt, der sich noch in Drüsen oder Diskuseffigurationen erhalten haben soll. Besonders die Rutales mit ihrem mächtigen Diskus und die Geraniaceen mit den substaminalen Drüsen werden hier genannt.

Der Diskus der Rutaceen und Simaroubaceen wird verschiedentlich als staminodial gedeutet. Noch 1957 spricht Cronquist diese Vermutung aus, die eine zentripetale Entwicklung der Stamina voraussetzt. Ganz abgesehen davon, daß man bei beiden Familien keinen ausgefallenen Staubblattkreis anzunehmen braucht, weil die Entwicklung der Blütenorgane ganz normal akropetal und alternierend vor sich geht, vollzieht sich die Diskusbildung sehr spät; eine so starke Verzögerung in der Anlegung durch Reduktion des Organs ist nicht wahrscheinlich und in der Literatur auch nirgends beschrieben worden. Die Versorgung des Diskusgewebes mit Leitbündeln ist nichts Außergewöhnliches, sind doch auch die Drüsenschuppen an der Basis der Kelchstamina von *Limnanthes* innerviert, und bei *Limnanthes* liegt kein Grund vor, diese Schuppen als reduzierte Blattorgane aufzufassen. Weiterhin besitzen auch die diplostemonen Gattungen *Klainedoxa* und *Irvingia* einen Diskus, bei denen sich ebenfalls die Annahme eines ausgefallenen Staubblattwirtels erübrigt.

Bei den Drüsen der Geraniaceen liegen die Dinge etwas anders. Sie sind schon verhältnismäßig früh zu erkennen und werden von Bündeln versorgt, die von den Kelchblattnerven desselben Sektors abzweigen.

Während Braun (1851) in diesen Drüsen die Anzeichen für einen ausgefallenen Kronblattwirtel entdeckt zu haben glaubte, meinen Dawson (1936) und Puri (1951), in dem aus fünf Bündeln bestehenden Kreis die Reste eines reduzierten episepalen Staubblattwirtels gefunden zu haben. Dafür spricht, daß die Drüsen ja auch nicht Teile der Filamentbasen sind, sondern unterhalb derselben liegen. Voraussetzung für die Deutung der Drüsen als rudimentäre Organe ist die Annahme einer zentrifugalen Staubblattentwicklung (vgl. 2. Theorie), beginnend mit den fertilen Kelchstamina, endend mit dem reduzierten episepalen Staubblattkreis in Form der Drüsen. Dawson hat die fünf Drüsenbündel bei *Geranium maculatum* gefunden und hält diese Art daher für ein Bindeglied zwischen nicht mehr existierenden Urformen mit drei Staminalwirteln und den meisten heutigen Geraniaceen mit zwei Staubblattkreisen. *Erodium* stellt dann eine weitere Reduktionsstufe dar, bei der die Kronstamina nur noch staminodial ausgebildet sind.

Im Gegensatz zu Dawsons Ergebnissen — allerdings gibt Henslow (1890) für *Geranium robertianum* auch Drüsen ohne Innervierung an — zeigten alle in dieser Arbeit untersuchten Geraniaceen die von den Kelchblattnerven abzweigenden Drüsenbündel, nicht nur die *Geranium*-Arten, sondern auch *Monsonia* und *Erodium*. Diese Bündel entstanden erst verhältnismäßig spät und konnten auch von den Lateralnerven der Sepalen abgehen.

Was die Entstehungsfolge der Stamina betrifft, so ist sie durchaus mit der Theorie von Dawson zu vereinbaren: Zuerst entstehen die Kelchstamina, darauf die Kronstamina und zum Schluß, sehr viel später, die episepalen Drüsen — im Unterschied zu Frank (1876) und Schumann (1889), die irrtümlicherweise eine Entstehung der Kronstamina vor den Kelchstamina angeben. Die Drüsen stehen in älteren Knospen zwar zum Teil unterhalb der Petalen, und ihre Leitbündel verlaufen schon selbständig im Blütenboden, wenn die Kronblattbündel sich eben aus der Stammstele auszugliedern beginnen; aber die Histogenese zeigte ja, daß die späte und starke Streckung der Drüsenabschnitte des Blütenbodens eine Verschiebung der über und unter ihnen gelegenen Organe mit ihren Leitbündeln bewirkte. Von einer Ausgestaltung ungenutzter Stellen des Blütenbodens, wie sie bei *Ailanthus* vorlag, ist bei den Geraniaceen nichts zu bemerken; die Petalen sind winzig klein, und keines der Stamina ist gegenüber dem anderen gefördert.

Zusammenfassend ist zu dieser Theorie zu sagen, daß sich keine eindeutigen Beweise gegen sie erbringen lassen, zumal es unter den Geraniaceen keine diplostemonen Vertreter gibt.

Im Gegensatz zu den Drüsen der Geraniaceen bilden sich die Drüsen oder Drüsenschuppen von *Limnanthes* und den Caryophyllaceen an der Basis der Filamente erst dann, wenn alle Blütenorgane schon beträchtlich entwickelt sind. Es ist daher meiner Meinung nach nicht angebracht, sie mit ganzen Blattorganen zu homologisieren.

2. Theorie, die das obdiplostemone Androeceum vom polyandrischen und zentrifugalen Androeceum ableitet

Diese Theorie wird von Čelakovský (1894), Corner (1946) und Huber (1963) vertreten.

Bei gut ausgeprägter zentrifugaler Entwicklung der Stamina bildet sich nach der Anlegung des ersten und innersten Staubblattwirtels durch Verlängerung oder Verbreiterung der Zone zwischen den Staubblättern und der Blütenhülle, also durch interkalares Wachstum, ein meristematischer Ring aus, auf dem dann die weiteren Stamina zentrifugal entstehen.

So wird es von Corner (1946) für einige Dilleniaceen, Bixaceen, Theaceen und andere beschrieben, und so habe ich es selber auch für *Phytolacca icosandra* L. (Abb. 146b) festgestellt. Corner erklärt die Entstehung des zentrifugalen Androeceums damit, daß die Entwicklungsfolge durch das

plötzliche Erlöschen des Spitzenwachstums und die Verstärkung des radialen Wachstums in der Blütenknospe umgekehrt worden sei. Danach könnte man zentrifugale Staubblattentwicklung also nur bei solchen Blüten erwarten, bei denen das Spitzenwachstum frühzeitig eingestellt wird und einem radialen Wachstum Platz macht. Das war der Fall bei den Geraniaceen, Limnanthaceen, Saxifragaceen und Crassulaceen. *Limnanthes* ist aber diplostemon, kann also kein zentrifugales Androeceum haben. *Phytolacca* hat dagegen ein solches, zeigt aber kein Erlöschen des Spitzenwachstums in der Blütenknospe. Man kann das gehemmte Spitzenwachstum somit, jedenfalls nicht verallgemeinernd, für die zentrifugale Entwicklung der Stamina nicht verantwortlich machen. Worauf es ankommt, ist die Fähigkeit zu interkalarem Wachstum.

Betrachtet man nun die einzelnen Familien im Hinblick auf eine mögliche zentrifugale Staubblattentwicklung, so stellt sich wieder heraus, daß sich in einzelnen Fällen keine Beweise gegen diese Theorie erbringen lassen. Die Entwicklungsgeschichte der Geraniaceen z. B. zeigt, daß der epipetale Staubblattwirtel später als die Kelchstamina und auf gleicher Höhe mit ihnen angelegt wird. Diese Art der Anlegung soll auch für die ersten beiden Staminalkreise vieler polyandrischer und zentrifugaler Androeceen typisch sein (Čelakovský, 1894). Dazu kommt noch, daß nach Corner eine große Übereinstimmung der Theacee *Visnea* mit der Geraniacee *Monsonia* besteht: Beide besitzen fünf episepale Stamina und rechts und links von diesen je ein epipetales Staubblatt, vor den Petalen also Staubblattpaare. Bei *Visnea* soll dieses Androeceum einwandfrei vom polyandrischen und zentrifugalen Androeceum von *Thea* oder *Gordonia* abzuleiten sein. Dieser Befund ist natürlich bestechend; nur finden sich unter den Geraniaceen nun leider keine polyandrischen Formen, von denen man *Monsonia* herleiten könnte.

Auch bei den nahe verwandten Zygophyllaceen gibt es diese nicht, wohl aber wieder Gattungen mit Staubblattpaaren vor den Petalen: *Peganum* und *Nitraria*. Auch die Anlegung der Staubblätter von *Peganum* entspricht, der Beschreibung Corners nach, derjenigen bei *Visnea*. Leider geht Corner in seiner Arbeit aber nicht auf die relative Größe der epipetalen Staubblattprimordien ein, was zu einem Vergleich mit denen von *Peganum* wichtig wäre. Bei *Paganum* machen die Staubblattpaare einen dédoublierten Eindruck und wären damit etwas Abgeleitetes. Dem entspräche dann auch der Leitbündelverlauf sowohl von *Peganum* als auch von *Monsonia*, der gegenüber den Formen mit nur fünf epipetalen Stamina als nicht ursprünglich erscheint. Bei den *Geranium*-Arten entspringen die Kelchlateralnerven und die Bündel der Kronstamina direkt der Stele. Bei *Monsonia* dagegen sind je zwei Kelchlateralia, ein Kronblattbündel und die beiden Kronstaubblattnerven zunächst miteinander verschmolzen. Dasselbe gilt auch für *Peganum*, während bei *Tribulus* die Kelchlateralnerven und die Bündel der Kronstamina unabhängig entstehen.

In der Blütenentwicklung jedenfalls ist von einer Verbreiterung der Zone zwischen dem ersten episepalen Staubblattkreis und der Blütenhülle nichts wahrzunehmen. Die Tendenz zum interkalaren Wachstum müßte dann so stark gemindert sein, daß sie sich nicht mehr sichtbar ausprägt.

Nimmt man mit Corner bei den Geraniaceen und Zygophyllaceen aber ein polyandrisches Androeceum und damit Gattungen wie *Monsonia* und *Peganum* als ursprünglich an, so sind Urformen mit drei pentameren Staminalwirteln, wie Dawson und Puri sie postulieren, nicht mehr möglich. Eine Theorie schließt also die andere aus.

Was nun die Saxifragaceen und Crassulaceen betrifft, so ist in bezug auf die hier besprochene Theorie folgendes zu sagen: Die in dieser Arbeit untersuchten Vertreter beider Familien, besonders die Gattung *Astilbe*, zeigten ein verhältnismäßig frühes radiales Wachstum der Kronblattsektoren, das als letzter Überrest eines interkalaren Wachstums gedeutet werden könnte. Nach Hirmer (1918) allerdings sollen sich die polyandrischen Androeceen der Rosifloren nach dem von ihm aufgestellten Rosaceen-Typ zentripetal entwickeln, was auch nach meinen eigenen Untersuchungen für *Philadelphus coronarius* L. zutrifft: Nach der Anlegung der vier Sepalen und der nicht gehemmten Petalen (vgl. *Deutzia)* bilden sich unmittelbar vor den Kelchblättern vier große, in der Aufsicht dreieckige Vorwölbungen aus, die sich mit ihrer Spitze etwas in den schüsselförmigen Blütenboden hinabziehen. Sie entstehen nach Jentsch (1957) wie Achselknospen. Auf diesen Höckern werden dann die Einzelstamina zentripetal angelegt: Als erstes je ein episepales, darauf rechts und links von diesen nacheinander je zwei weitere Staubblätter. Ist diese am oberen Rande des Höckers gelegene Reihe von fünf Staubblattprimordien gebildet, so schließen sich seitlich noch wenige an, während gleichzeitig die Entwicklung von Staubblättern auch nach der Spitze des Höckers, also nach dem Zentrum der Blüte hin fortschreitet. Die zuerst angelegten Stamina überwölben dank starkem dorsalen Wachstum die jüngeren, unter ihnen gelegenen Staubblattanlagen bald. Vor den Petalen stehen ursprünglich keine Stamina; erst durch die seitliche Ausdehnung der episepalen Höcker bis vor die Petalen werden später auch hier Staubblätter gebildet (Wettstein, 1893; Payer, 1857). Wettstein fand bei einer anderen *Philadelphus*-Art allerdings auch epipetale Staubblattgruppen mit geringerer Gliederzahl.

Diese Art des polyandrischen Androeceums legt einen Vergleich mit den von Leins (1964a) für *Hypericum* und einige Myrtaceen und von Hiepko (1965a) für *Paeonia* beschriebenen Verhältnissen nahe. Auch hier kommen einheitliche Höcker oder wenigstens gesonderte Bereiche des Blütenbodens vor, auf denen die Entwicklung der Einzelstamina, jedoch zentrifugal, stattfindet. Beide Autoren sind der Ansicht, daß es sich bei den Staubblattgruppen um verzweigte Phyllome bzw. Dédoublement handele, daß also sekundäre unechte Polyandrie vorliege.

Bei *Paeonia* und *Hypericum hookerianum* wird darauf hingewiesen, daß die staubblattbildenden Bereiche des Blütenscheitels durch Periklinalteilungen in der dritten Schicht gekennzeichnet seien bzw. emporgewölbt würden, während das Subdermatogen erst bei der Anlegung der Einzelstamina periklin aufgeteilt werde. In den meisten Fällen werden Staubblätter ja nun im Subdermatogen angelegt, und danach erst beteiligt sich auch die dritte Schicht am Aufbau der Primordien. Danach scheint es zuerst fraglich, ob man die Staubblattbündel-Höcker oder -Felder mit Staubblättern homologisieren könne, da Bildungen, die aus dem Achsenmeristem hervorgehen, meistens Achsenbildungen sind. Nun hat Leins allerdings gefunden, daß auch die den Staubblattbündel-Höckern vorangehenden Blütenorgane mit starker Beteiligung der äußersten Zentralmeristemschicht heranwachsen, nur gibt er leider nicht an, in welcher Schicht die Initialteilungen der Organe vor sich gehen, ob im Subdermatogen oder in der ersten Binnenlage. Meine eigenen Untersuchungen wiederum bestätigen, daß Staubblätter in der äußersten Schicht des Zentralmeristems angelegt werden können, wie es bei *Dictamnus* und *Choisya* der Fall ist (Guttenberg, 1960, gibt für *Datura stramonium, Papaver somniferum* und *Philadelphus* die gleiche Bildungsweise an). Diese Art der Anlegung scheint immer dann aufzutreten, wenn die Staubblattprimordien von vornherein sehr große Basisflächen besitzen, was ja auch für die Staubblattbündel-Höcker zutrifft.

Demnach besäße auch *Philadelphus coronarius* ein sekundär polyandrisches Androeceum, das aus einem auf einen episepalen Staminalkreis reduzierten Androeceum (von *Deutzia* z. B.) entstanden zu denken wäre. Wenn es sich hier also um eine sekundäre Polyandrie handelt, so steht der Ableitung der Saxifragaceen-Blüten mit zwei Staubblattkreisen von solchen mit ursprünglich polyandrisch-zentrifugalem Androeceum nichts im Wege. Wie sollte man sich aber dann die echte Diplostemonie von *Deutzia* erklären, einer Gattung, die ohne Zweifel in diese Familie gehört?

Auch Huber spricht 1963 in seiner Arbeit über die Verwandtschaftsverhältnisse der Rosifloren die Ansicht aus, daß das obdiplostemone Androeceum vermutlich ein Sonderfall des polyandrisch-zentrifugalen sei. Im Gegensatz zu Corner, der die Rosales und Myrtales zu den Reihen mit typisch zentripetaler Staubblattentwicklung stellt, bemerkt Huber, daß in den beiden Ordnungen sowohl zentripetales wie auch zentrifugales Verstäuben der Antheren vorkomme, und zwar in benachbarten Familien. Nun kann der Verstäubungsfolge oder Reifung der Antheren kein großer Wert beigemessen werden, wie Hiepko (1965a) dargelegt hat; denn wie die Beispiele von *Drimys* (Winteraceae) und von mehreren *Paeonia*-Arten zeigen, kann die Verstäubungsfolge der Stamina zentrifugal erfolgen, während ihre Entstehungsfolge zentripetal ist *(Drimys)* bzw. kann die Verstäubungsfolge bei zentrifugaler Entwicklungsfolge zentripetal sein *(Paeonia)*. Bei den Crassulaceen und Saxi-

fragaceen gibt es also nichts, was direkt für eine zentrifugale Staubblattentwicklung spräche, ganz abgesehen davon, daß auch hier wieder bei der Anlegung der Stamina nichts davon zu sehen ist.

Zum Schluß sollen in diesem Abschnitt noch kurz die übrigen Familien besprochen werden. Bei den Simaroubaceen und Rutaceen weisen keinerlei Anzeichen auf ein zentrifugales Androeceum hin. Die Kronstamina machen zwar gegenüber den Kelchstamina einen geminderten Eindruck und sind ja auch bei *Agathosma* staminodial ausgebildet, die Androeceen zeigen aber in ihrer Anlegungsfolge deutlich diplostemone Züge.

Das Vorkommen von Gattungen wie *Ailanthus excelsa* und *Quassia amara*, bei denen die Bündel der zehn Staubblätter in einem Kreis stehen, und *Balanites*, bei der die Bündel der Kelchstamina sogar zuerst sichtbar werden sollen (Narayana, 1958), sowie Gattungen mit echter Diplostemonie bei zwei fertilen Staubblattkreisen legt eine Ableitung der obdiplostemonen Formen von diplostemonen durch Minderung der Kronstamina nahe. Es sei nochmals erwähnt, daß die Diplostemonie von *Agathosma* abgeleitet ist. Die polyandrische Gattung *Citrus* zeichnet sich durch eine kollaterale Staubblattentwicklung aus, beginnend mit fünf episepalen Stamina, zu deren Seiten dann weitere entstehen.

Zusammenfassend möchte ich noch einmal sagen, daß es durchaus denkbar ist, bei einigen Familien das obdiplostemone Androeceum von einem polyandrisch-zentrifugalen herzuleiten. In der Entwicklungsgeschichte ist aber nichts von einer zentrifugalen Anlegung der Stamina zu bemerken. Nachträgliche Verschiebungen der Kronstamina nach außen könnten als stark reduziertes und daher verzögertes interkalares Wachstum gedeutet werden. Familien, die auch diplostemone Formen enthalten, sind entweder in diesem Zusammenhang auszuschließen oder die diplostemonen Formen sind als nicht verwandt abzutrennen, wenn man nicht annimmt, daß zentrifugales und zentripetales Androeceum nichts grundsätzlich Verschiedenes sind (nach Čelakovský, 1894, soll es bei den meisten Capparidaceen akropetale, bei *Capparis* selber aber basipetale Staubblattentwicklung geben).

Als letzte Familie sollen nun noch die Caryophyllaceen besprochen werden, für die Buxbaum (1961) auch eine zentrifugale Staubblattentwicklung als ursprünglich annimmt. Er leitet sie direkt von den Phytolaccaceen ab, insbesondere von *Phytolacca* subgen. *Pircunia*, zu der *Phytolacca decandra* und *P. icosandra* gehören. Bei beiden Arten entstehen am Blütenprimordium zunächst fünf Tepalen in $^2/_5$-Divergenz. Danach werden acht bis zehn Staubblattprimordien sichtbar, vor den Tepalen 1, 2 und 3 immer zwei, den seitlichen Rändern der Tepalen möglichst nahe stehend (Abb. 146a), vor den Tepalen 4 und 5 oft ebenfalls zwei, häufig aber auch nur eines. (Genau dieselben Verhältnisse zeigt auch *Scleranthus annuus* L.)

Von einer Spaltung von fünf alternitepalen Primordien, wie sie bei Buxbaum erwähnt wird, ist nichts zu sehen. Bei *Phytolacca decandra* ist die Staubblattentwicklung damit abgeschlossen. Bei *P. icosandra* dagegen verlängert sich nun die Zone zwischen den Staubblättern und den Tepalen (Abb. 146b) durch interkalares Wachstum und bringt meist in Alternanz zu den Primärstaubblättern einen weiteren Staubblattkreis hervor, die Sekundärstaubblätter (Abb. 146c). Als letztes entstehen in Alternanz zu den Primärstamina die Karpelle. Das Spitzenwachstum ist nach der Anlegung des ersten Staminalkreises gegenüber *P. decandra* zwar etwas gemindert, hört aber keineswegs ganz auf. Bei *P. isocandra* stehen die Primärstamina nach Buxbaum auf einem Achsenvorsprung, in anderen Fällen soll eine Beteiligung der Achse an einer auffälligen Verdickung der Filamentbasen zu erkennen sein und Nektargewebe nur in Verbindung mit den Primärstaubblättern stehen. Außerdem noch sollen diese Stamina keinen Wirtel bilden, sondern die $^2/_5$-Schraube der Tepalen fortsetzen.

Hier nun setzt Buxbaums Caryophyllaceen-Ableitung an: Nach der Bildung der Sepalen werde der Blütenkegel fünfeckig. Diese Ecken seien aber nur „bedingt" als Petalen anzusprechen, und sie blieben in der Entwicklung stehen, bis in Fortsetzung der Kelchblattschraube der erste Staubblattkreis entstehe. Erst dann vergrößerten sich die Ecken und gliederten nach außen in serialer Spaltung die Kronblattprimordien aus. (Ähnliches geben auch Barkoudah, 1962, für *Gypsophila* und Roth, 1963, für *Cerastium* an. Beider Beobachtungen stützen sich aber wohl nicht auf histogenetische Untersuchungen, die jedoch allein exakte Aussagen bei allen Arten mit gehemmten Petalen ermöglichen.) Später seien, wie Buxbaum weiter ausführt, nur die Kelchstamina an der Basis verbreitert und mit Drüsen versehen. Die Kelchstamina stellten also die Primärstaubblätter, die Kronstamina samt den Petalen die zentrifugal entstandenen Sekundärstaubblätter der *Phytolacca icosandra* dar. Dazu ist folgendes zu sagen: Wenn die Kelchstamina der Caryophyllaceen auch nicht simultan entstehen, so ist doch bei den hier untersuchten Arten eine Fortsetzung der Kelchblattschraube nicht zu erkennen (vgl. Barkoudah, 1962). Die Petalen werden nicht von den Primordien der Kronstamina nach außen abgegliedert, sondern entstehen, wie die Histogenese zeigt, unmittelbar nach den Sepalen noch vor den Kelch- und Kronstaubblättern (siehe auch Kraft, 1917; Pax, 1928). Ihre Initialteilungen finden im Subdermatogen statt, wie es für Blattorgane üblich ist.

Auffällig ist nun, daß nach der Anlegung der Petalen episepal Vorwölbungen erscheinen, die zunächst nur durch Periklinalteilungen in der dritten Schicht hervorgerufen werden. Man könnte das für die geforderte Achsenbeteiligung an der Basis der Primärstaubblätter, dem Achsensaum bei *Phytolacca* entsprechend, ansehen. Verfolgt man dann aber die Histogenese der Kronstamina, so stellt sich heraus, daß auch ihre Entstehung durch Peri-

klinalteilungen in der dritten Schicht eingeleitet wird, daß also am Aufbau der Basis sowohl der Kelch- als auch der Kronstaubblätter Achsenmeristem beteiligt ist. Damit ist eine Homologisierung der Petalen und der zugehörigen Kronstamina mit den Sekundärstaubblättern von *Phytolacca* nicht mehr möglich.

Im Zusammenhang mit der Frage nach der Herkunft der Kronblätter wird von Buxbaum die Gattung *Schiedea* (= *Alsinodendron)* angeführt; diese sei primitiv und zeige ebenfalls eine Serialspaltung, diesmal aber der episepalen Stamina. Die Spaltungsprodukte würden in verschiedenem und unvollkommenem Grade petaloid. Mattfeld (1938a) beschreibt ebenfalls eine *Schiedea*-Art, *Schiedea spergulina,* bei der die Staminaldrüsen der episepalen Stamina zu einer langen, häutigen und oben geschlitzten Röhre ausgewachsen seien. Während also Buxbaum diese Filamentanhänge für Spaltungsprodukte hält, spricht sie Mattfeld als umgewandelte Nebenblätter der Stamina an (vgl. 4. Theorie). Meine eigenen Untersuchungen haben in bezug auf die petaloiden Gebilde bei *Schiedea trinervia* anderes ergeben. Es handelt sich um einen zarten, mehr oder weniger tief und regelmäßig geschlitzten Saum, der das gesamte Androeceum lückenlos umgibt; die Zipfel alternieren mit den Stamina und betragen etwa den fünften Teil der Filamentlänge. Dieser Saum ist mit den Stamina am Grunde zu einer kurzen Röhre verwachsen. *Schiedea* besitzt sechs gleichwertige Perianthblätter und meist zwölf, selten weniger Staubblätter, die in einem Kreis stehen. Die sechs Karpelle liegen auf den Radien der Blütenhüllblätter. Leider war es mir nicht möglich, die Entstehung oder gar Herkunft des petaloiden Saumes festzustellen, da die mir zur Verfügung stehenden Knospen nicht jung genug waren. Auf jeden Fall besitzt er in ausgebildetem Zustand recht wenig Ähnlichkeit mit den Petalen der Caryophyllaceen und zeigt keinen engeren Zusammenhang mit einem Teil der Stamina (von Kelch- und Kronstamina darf man bei *Schiedea* nicht sprechen, da ja nur eine einfache Blütenhülle vorhanden ist). Vielleicht wäre die Untersuchung der beiden Phytolaccaceen-Gattungen *Stegnosperma* und *Anisomeria* in diesem Zusammenhang aufschlußreich: *Stegnosperma* soll große Petalen, *Anisomeria* Vorstufen davon besitzen; bei den beiden Gattungen handelt es sich um Ausnahmen, denn sonst kommen unter den Phytolaccaceen keine Vertreter mit petaloiden Bildungen vor (Walter, 1906; Bitzek, 1928).

3. Theorie von der serialen Spaltung einer Anlage in Petalum und Kronstaubblatt

Bei Saint-Hilaire (1851; für Geraniaceen, Oxalidaceen, Caryophyllaceen), Beille (1902; für Rutaceen, Zygophyllaceen, Simaroubaceen), Lüders (1907; für Caryophyllaceen), Bitzek (1928; für Centrospermen) und Friedrich (1956; für Centrospermen) und, wie sich im vorigen Abschnitt gezeigt hat, auch bei Buxbaum findet man die Ansicht vertreten, daß Kronblatt und

superponiertes Staubblatt durch Spaltung oder Dédoublement aus einer Anlage entstanden seien.

Bei allen Gattungen mit gehemmten Petalen macht es bei weniger feinen Untersuchungsmethoden tatsächlich den Eindruck, als entwickelten sich Petalum und Kronstaubblatt aus einem gemeinsamen Primordium. Das läßt sich an Hand der Abbildungen für die Primordialhöckerentwicklung der betreffenden Arten leicht zeigen (Abb. 50c, 71, 101b, 131c). Bei allen den Gattungen jedoch, bei denen die Petalen nicht gehemmt sind, entwickeln sich Petalum und Kronstaubblatt dem Ort und der Zeit nach zweifellos getrennt. Um so erstaunlicher ist es, wenn Beille nicht nur für *Zygophyllum*, sondern auch für *Ruta* und *Ailanthus* zu der hier erörterten Auffassung von der Herkunft der Petalen gelangt. Für alle drei Gattungen gibt er an, daß nach der Anlegung der Sepalen zwei Kreise von Primordien erschienen, von denen der innere sich zu den Kelchstaubblättern entwickele, während der andere alternisepale sich in Kronblätter und Kronstamina teile. Das Petalum könne also weder ein Anhängsel des Staubblattes sein, da es in diesem Falle sehr viel später entstehen müßte, noch könne das Kronstaubblatt ein Anhängsel des Kronblattes sein, da das Kronblatt in dem Fall früher entstehen müßte: Kronblatt und Kronstaubblatt entstünden jedoch gleichzeitig.

Das trifft aber für die von mir untersuchten Arten nicht zu. Genaue histogenetische Studien haben gezeigt, daß der Wirtel der Petalen immer vor den beiden Staubblattkreisen angelegt wurde. Die Histogenese lieferte keinerlei Anzeichen dafür, daß Kronstaubblatt und Petalum durch seriale Spaltung aus einem gemeinsamen Primordium entstehen. Daher bin ich mit Kraft (1917), Arber (1939) und Baum (1950) der Ansicht, daß es sich bei dem Kreis der Petalen um einen selbständigen Blütenwirtel handelt.

4. Theorie von der Nebenblattnatur der Petalen

Insbesondere für die Caryophyllaceen hat Mattfeld (1938, 1939) eine Theorie entwickelt, die sich ebenfalls mit der Frage nach der Herkunft der Petalen befaßt und diese als Teile von Blattorganen deutet.

Mattfeld homologisiert die Kronblätter mit den Drüsen an der Basis der Kelchstamina. Zu dieser Auffassung kommt er durch Untersuchungen an *Stellaria* (= *Drymaria*) *filiformis*, bei der die Drüsen der Kelchstamina zu zweizipfeligen, petaloiden Gebilden ausgewachsen sind, die den eigentlichen Petalen ähnlich sehen. Mattfeld nimmt nun wie Glück (1919) an, daß diese Drüsen, die auch zu beiden Seiten der episepalen Filamente entwickelt sein können, Nebenblätter der Stamina seien, und zwar in den Fällen mit nur einer dorsalen Drüse, auf dem Rücken der Filamente verwachsene Nebenblätter oder dorsale Medianstipeln. Selbst bei den Silenoideen, bei denen die Drüsenfunktion von anderen Teilen der Blüte übernommen wird, findet Mattfeld noch solche den Staminaldrüsen der Alsinoideen homologe, aber funktionslose,

spornartige Anhänge an der Basis der episepalen Filamente. Die Caryophyllaceen-Blüte wird hier also für ursprünglich tetrazyklisch gehalten: Mit einem Kreis von Blütenhüllblättern, zwei Staubblattwirteln und einem zehngliedrigen Kreis von Fruchtblättern, von denen immer entweder die episepalen oder die epipetalen Karpelle abortiert sind.

Gegen diese Theorie sind sehr viele Einwände erhoben worden, unter anderen der, daß im vegetativen Bereich kein Fall bekannt sei, in dem die Nebenblätter auf dem Rücken des zugehörigen Blattes verwachsen seien (Eckardt, 1939). Daraufhin zählt Mattfeld die verschiedensten Fälle auf, bei denen die Ansatzstellen der Stipeln bis auf den Rücken des Blattstieles reichen, was schließlich, meist in der Hochblattregion, zu einer mehr oder weniger deutlichen Verwachsung der dorsalen Stipelränder führen kann: So bei *Astragalus, Spergula arvensis, Spergularia salina* (= *S. marina*, für die auch Dickson, 1878, eine Ochrea angibt, die durch Verwachsung von Interpetiolarstipeln auf dem Rücken der Blätter entstanden sei).

Das gleiche erwähnt auch Glück (1919) für *Althea rosea* und andere. Auch von Skottsberg (1963) wird eine Caryophyllacee, *Sanctambrosia manicata*, beschrieben, bei der die gegenständigen Blätter von einer zerschlitzten Ochrea umhüllt werden, die man als extrapetiolare Stipeln deuten muß.

Mattfeld führt in diesem Zusammenhang eine Arbeit von A. Ponzo an, in der dieser Autor die Meinung vertritt, daß die Stipeln der beiden Gattungen *Spergula* und *Spergularia* keine Nebenblätter, sondern nur trichomatische Auswüchse des Stengels, also Abkömmlinge der Epidermis seien, da sie einen sehr einfachen Bau zeigten. Meinen eigenen Untersuchungen an *Spergula arvensis* nach sind die Interpetiolarstipeln aber durchaus als Nebenblätter anzusprechen. Sie werden als getrennte Stipeln angelegt, zeigen die typische Prolepsis (Weberling, 1955), das Vorauseilen vor dem Oberblatt, und sind meist drei- oder vierschichtig. Allerdings konnte ich keine Verwachsung der Stipeln auf dem Rücken der Blätter, ja nicht einmal ein völliges Umgreifen beobachten.

Nach all den oben angeführten Beispielen scheint es also eine Verwachsung von Nebenblättern auf der Dorsalseite der Blätter zu geben, und der vorhin genannte Einwand wäre entkräftet.

Nach Weberling (1955) wird ein Blatt als einfaches Primordium angelegt, das sich dann erst in einen verbreiterten basalen Teil, die Anlage des Unterblattes, und einen Endabschnitt, die Anlage des Oberblattes, gliedert. Aus den Rändern der Unterblattanlage entwickeln sich dann die Nebenblätter, die in ihrer Entwicklung dem Oberblatt mehr oder weniger vorauseilen. Ein solches gemeinsames Primordium ließ sich aber für die Caryophyllaceen in keinem Fall nachweisen. Immer entstand zuerst das Kronblattprimordium und erst danach das Kronstaubblatt, wobei zwischen die Anlegung beider noch die Entstehung des Kelchstaubblattes geschoben war. Bei *Spergula arvensis* kommt

es häufig vor, daß die Kronstamina überhaupt nicht angelegt werden, während die Petalen desselben Sektors gut entwickelt sind, wie es auch KRAFT (1919) für *Stellaria media* gezeigt hat. Das würde dann bedeuten, daß nur das Unterblatt ohne eine Spur des Oberblattes angelegt wird und zur Ausbildung gelangt, was auch sehr unwahrscheinlich ist.

Im Gegensatz dazu beschreibt MATTFELD für die Interpetiolarstipeln der Cunoniaceen ein anderes Verhalten, nämlich, daß sie als selbständige Primordien gekreuzt zu den Oberblatt-Primordien angelegt würden, also eine sekundäre Unabhängigkeit vom Oberblatt zeigten. Das könne so weit führen, daß (nach MASSART und SCHROEDINGER) die Stipeln sogar früher angelegt würden als das Primordium des Oberblattes. Diese beiden für Stipeln untypischen (wenn überhaupt existierenden) Eigenschaften, die sekundäre örtliche und zeitliche Unabhängigkeit von der Anlegung des Oberblattes, muß man für die Petalen fordern, wenn man sie mit den Nebenblättern der Kronstamina homologisieren will. „Alle Probleme können viel einfacher erklärt werden, wenn man die Petalen für selbständige Organe hält" (sinngemäß nach THOMSON, 1942), da doch auch alle entwicklungsgeschichtlichen Befunde dafür sprechen. MATTFELD allerdings sagt (1938a, S. 155): „Die Entwicklungsgeschichte spricht dafür, daß der Petal-Staminalkreis der äußere und der episepale Staminalkreis der innere Kreis ist." Die Reihenfolge der Organentstehung sei zwar folgende: S — P — Sts — Stp — C, „aber die epipetalen Stamina werden tiefer angelegt als die episepalen Stamina (also unter diesen), und zwar direkt über den Petalen und in Verbindung mit diesen . . ." Dem kann ich aber nicht beistimmen, denn sowohl meine eigenen Untersuchungen als auch die von KRAFT (1917) haben ergeben, daß bei den Caryophyllaceen echte Diplostemonie vorkommt, daß also in diesen Fällen die Kronstamina etwas höher am Blütenscheitel angelegt werden als die Kelchstamina. Auch dann, wenn die Blüten wie bei *Spergula arvensis* schwach obdiplostemon sind, erscheinen die geminderten Kronstamina zwischen den Kelchstamina und nicht etwa unterhalb derselben.

MATTFELD sieht in der häufigen Verschmelzung der Leitbündel von Petalum und Kronstaubblatt einen weiteren Beweis für seine Theorie. Er entkräftet den Einwand ECKARDTs, männliche Blüten von *Melandrium diurnum* (SIBTH.) FR. (= *M. dioecum* SIMONKAI) zeigten eine Leitbündelversorgung der Petalen aus der Stele, indem er sagt, die Stele, aus der die Stränge der Petalen abzweigten, seien in Wirklichkeit schon die Bündel der Staubblätter; außerdem würden in weiblichen Blüten die Nerven der Petalen und der Kronstamina (hier Staminodien) gemeinsam von der Stele abgegeben. „Es kann keine Rede davon sein, daß die Petalen direkt aus der Stele innerviert werden . . ." (1939b, S. 480). Meine eigenen Untersuchungen zeigten, daß die Leitbündel der Kronstamina immer dann mit den Nerven der Petalen verschmolzen sind, wenn die Kronstamina gemindert erscheinen. Es ist also zu

erwarten, daß in Blüten mit epipetalen Staminodien, wie sie die weiblichen Blüten von *Melandrium diurnum* darstellen, die Nerven der Petalen und der Kronstamina vereinigt sind. Zwittrige Blüten von *M. rubrum* (Weigel) Garcke [= *M. diurnum* (Sibth.) Fr.] zeigen eine solche Verschmelzung nicht und sind dementsprechend schwach diplostemon mit fünf episepalen Karpellen.

Ein weiterer Einwand gegen Mattfelds Ansicht von der Nebenblattnatur der Staminaldrüsen und der Petalen ist der, daß das Oberblatt nicht früher als das Unterblatt entstehe, zu dem die Nebenblätter gehören. Bei den Petalen ist das ja auch nicht der Fall, sie werden vor den Kronstamina angelegt. Die Drüsen der Kelchstaubblätter aber bilden sich erst spät an der Basis der Filamente aus, was sich mit dem normalen, schon geschilderten Verhalten von Nebenblättern nicht vereinbaren läßt. Die histogenetischen Untersuchungen an *Cerastium chlorifolium* haben nun ergeben, daß sich die Basis des Kelchstaubblatt-Primordiums ähnlich verhält wie das junge Petalum. Die Zellen des Subdermatogens spalten sich hier eher auf als auf der Höhe des von der dritten Schicht gebildeten Höckers und bleiben, wie die Zellen der Kronblatt-Anlage, auch einige Zeit lang kleiner. Noch in der Abb. 113 hebt sich diese Zellgruppe deutlich von den übrigen größeren Zellen des Staubblatt-Primordiums ab, bildet allerdings nie eine eigene Verwölbung. Die eigentliche Staminaldrüse entsteht erst, wenn das Kelchstaubblatt schon Antheren entwickelt hat. Man könnte nun der Mattfeldschen Theorie folgend annehmen, daß es sich bei dieser Zellgruppe an der Basis der episepalen Höcker um die noch vor dem Kelchstaubblatt angelegte Drüse (= verwachsene Nebenblätter) handele. Da sie nicht zu einem so großen Gebilde, wie das Kronblatt es später darstellt, auswachsen muß, ist sie lange Zeit hindurch noch stärker gehemmt als die Anlage des Petalums, die ja schon frühzeitig als Primordium in Erscheinung tritt.

Die Reihenfolge der histogenetischen Vorgänge auf dem epipetalen und episepalen Sektor ist folgende:

a) epipetal mehrere Periklinalteilungen im Subdermatogen (Petalum),

b) episepale Vorwölbung durch die dritte Schicht,

c) epipetale Vorwölbung durch die dritte Schicht,

d) Aufspaltung des Subdermatogens an der Basis des episepalen Höckers,

e) Aufspaltung der übrigen Subdermatogenzellen des Höckers,

f) Aufspaltung des Subdermatogens auf dem epipetalen Höcker.

Diese Reihenfolge entspricht den Mattfeldschen Forderungen nicht: Nach seiner Theorie sind ja Petalum und Kronstaubblatt Teile eines Organs und müßten weiter außen stehen als die Drüse und das Kelchstaubblatt. Das Kronstaubblatt müßte also vor dem Kelchstaubblatt entstehen, was aber nicht der Fall ist.

Das wichtigste Argument gegen Mattfeld ist die oben schon erwähnte Tatsache, daß *Cerastium* und andere Gattungen diplostemon sind; die Kronstamina stehen auch mit dem oberen Rand ihrer Basisflächen etwas höher als die Kelchstamina. Die Petalen werden, es sei nochmals betont, direkt aus der Stele innerviert. Sind sie, wie bei *Spergula arvensis*, mit den Bündeln der Kronstamina verschmolzen, so ist das auf eine Minderung der Kronstaubblätter zurückzuführen.

Zum Schluß sollen in diesem Zusammenhang noch die Autoren Pfeffer (1869), Roth (1959a) und Bennek (1958) genannt werden, die sich ebenfalls für die Annahme aussprechen, daß Petalen und Kronstamina eine morphologische Einheit darstellten. Pfeffer und Roth halten aufgrund von Untersuchungen an Primulaceen eine Stipelnatur der Kronblätter für wahrscheinlich. Die vergleichenden Arbeiten von Sattler (1962) an Primulales jedoch zeigen, daß auch bei dieser Gruppe die Petalen als selbständige Organe aufgefaßt werden müssen.

Auf die Deutungen von Vuillemin (1922) und Chadefaud (1954), die noch im Anschluß an die 3. oder 4. Theorie zu erwähnen sind, will ich nicht weiter eingehen. Chadefaud erweitert den Begriff des „petalostème" von Vuillemin, mit dem dieser Kronblatt und superponiertes Staubblatt zu einer morphologischen Einheit zusammenfaßt, indem er auch noch die beiden den Kronstaubblättern benachbarten Kelchstamina mit in den „petalostème"-Komplex einbezieht. Er kommt zu seiner Ansicht durch Untersuchungen an der Connaracee *Manotes* und der Olacacee *Heisteria*, die beide obdiplostemon sein sollen, bringt aber keine Lösung des Obdiplostemonieproblems (Rauh, 1955).

5. Verschiebungstheorie

Čelakovský (1875) und nach ihm auch Eichler (1878) und Pax (1890) sind der Ansicht, daß in obdiplostemonen Blüten der epipetale Staminalkreis sekundär tiefer gerückt sein müsse, daß man die obdiplostemone Blüte also von der diplostemonen abzuleiten habe. Auch hier wird zum Teil schon eine Förderung der Kelchblattsektoren angenommen (vgl. 6. Theorie).

In einer späteren Arbeit (1894) vertritt Čelakovský, wie schon gesagt, die Theorie, die das obdiplostemone Androeceum vom polyandrisch-zentrifugalen ableitet, und kritisiert seine erste Deutung. Er meint, eine Verschiebung der Kronstamina nach außen sei nur dann möglich, wenn die Insertionsflächen nur so groß seien wie die Lücken zwischen den Kelchstamina breit sind. Bei *Geranium* und *Erodium* aber sei die Basis der Staubblätter so verbreitert, daß die Kelchstamina von den Kronstamina am Grunde gedeckt würden.

Čelakovský geht nun nicht von den Blütenprimordien aus, bei denen eine ganz andere Situation vorliegt als bei fertigen Blüten. Die Verhältnisse bei der Anlegung der Stamina sind in jedem Fall derart, daß eine auch noch

etwas später erfolgende Verschiebung der Kronstamina durchaus möglich ist, da jede Ausgestaltung der Filamentbasen erst sehr spät erfolgt. Daß eine solche Verschiebung auch tatsächlich stattfindet, zeigen die Beispiele von *Ailanthus, Geranium, Astilbe* und *Sedum*. Meist führen diese nachträglichen Vorgänge zu einem obdiplostemonen, in einem Fall *(Ruta graveolens)* aber auch zu einem diplostemonen Androeceum. Puri (1951) wirft allerdings ein, bei einer mechanischen Verschiebung der Stamina nach außen müßten die Leitbündel noch den ursprünglichen Verlauf zeigen: Die Bündel der Kronstamina müßten innen liegen und höher abzweigen. Da es sich aber nicht um eine rein mechanische Verschiebung, sondern um Wachstumsvorgänge im Blütenboden handelt, werden die Leitbündel selbstverständlich mit verschoben, was sich an einem Vergleich von jungen mit alten Blütenknospen sehr gut demonstrieren läßt.

Čelakovskýs Deutung der Obdiplostemonie ist also für etliche Arten durchaus zutreffend, darf aber nicht verallgemeinert werden.

6. Theorie von der Förderung der Kelchblattsektoren

Diese Theorie wird von Goebel (1928), seinem Schüler Stroebl (1925), Troll (1928) und Wassmer (1955) vertreten.

Stroebl kommt durch Untersuchungen an Geraniaceen zu der Ansicht, daß alle Organe eines Sektors in bezug auf ihre Größe eine deutliche Zusammengehörigkeit zeigen. Da die Kelchstamina stark gefördert seien, entstünden sie fast gleichzeitig mit den Petalen; so hätten sie den gesamten Raum an dem flachen Blütenscheitel zur Verfügung, und die erst nach ihnen erscheinenden Kronstamina hätten dann nur noch unterhalb von ihnen Platz. Nun habe ich, abgesehen von dem Zurückbleiben der Petalen, das Stroebl auch festgestellt hat, gerade bei den Geraniaceen keine Förderung der Kelchstaubblätter gegenüber den Kronstamina beobachten können. Die Kronstamina, die sehr bald nach den Kelchstaubblättern angelegt werden, sind zu diesem Zeitpunkt etwa ebenso groß wie diese und entstehen auch nicht unterhalb, sondern ungefähr auf gleicher Höhe mit den Kelchstamina. Natürlich sind diese immer etwas größer, da sie ja eher angelegt werden. Die obdiplostemone Stellung kommt hier aber erst durch die nachträgliche Streckung der episepalen Drüsenabschnitte zustande, was man allerdings als Förderung der Kelchblattsektoren ansprechen könnte; doch hat Stroebl einen solchen Vorgang wohl nicht gemeint, da er sich immer auf die Verhältnisse bei der Anlegung der Stamina bezieht.

Im Gegensatz zu den Geraniaceen zeigten *Ailanthus*, die Rutaceen, *Spergula* und die Crassulaceen und in schwacher Ausprägung auch die Zygophyllaceen eine Förderung der Kelchstamina gegenüber den Kronstamina.

Wenn man nun das Zurückbleiben der Petalen auch als Minderung des Kronblattsektors und die meist reichere Ausgestaltung des Kelchblattsektors

mit Drüsenbildungen als dessen Förderung auffaßt, so lassen sich die Stellungsverhältnisse aller hier untersuchten Arten zwanglos durch die Theorie der Kelchsektoren-Förderung erklären.

Nach den Ergebnissen aus meinen eigenen Untersuchungen bin ich der Ansicht, daß man die Petalen als selbständige Blattorgane aufzufassen hat und nicht als Spaltungsprodukte (3. Theorie) oder als Nebenblätter der Kronstamina (4. Theorie). Ob eine Blüte obdiplostemon oder diplostemon wird, hängt von der relativen Größe der Kronstamina und der Kronblätter (6. Theorie) sowie von sekundären Vorgängen ab (5. Theorie).

Ein obdiplostemones Androeceum mit geminderten Kronstamina ist wahrscheinlich von einem diplostemonen Androeceum abzuleiten (Simaroubaceae, Rutaceae, Caryophyllaceae, Crassulaceae). Die Entwicklungsgeschichte der Simaroubaceen und Rutaceen zeigte übrigens deutliche Übereinstimmungen, worin die enge Verwandtschaft der beiden Familien zum Ausdruck kommt (vgl. Engler, 1877; Hartl, 1958). Auch die mit den in vielen Merkmalen primitiveren Crassulaceen verwandten Saxifragaceen möchte ich hier anschließen, obwohl bei ihnen die Kronstamina nicht gemindert sind. Die Gattung *Deutzia*, die keine so frühzeitige Becherbildung und eine größere Karpellzahl aufweist, die nicht gehemmte Petalen besitzt und deshalb diplostemon ist, macht einen verhältnismäßig ursprünglichen Eindruck; man könnte Formen wie *Astilbe* durch Hemmung der Petalen von ihr ableiten. Das gleiche könnte auch für die Geraniaceen und Zygophyllaceen gelten, die durch Hemmung der Petalen vom *Limnanthes*-Typ abzuleiten wären.

Wie allerdings die verschiedene Wachstumsgeschwindigkeit der Kronblätter aufzufassen ist, muß dahingestellt bleiben. Manchmal macht es den Eindruck, als seien nicht gehemmte Petalen das Ursprünglichere (z. B. Saxifragaceae), wie es ja auch bei der eben besprochenen 6. Theorie angenommen werden muß. Ob das aber verallgemeinert werden darf oder ob man aus der Art des Wachstums auf die Herkunft der Petalen aus dem Androecealbereich (Čelakovský; Murbeck, 1918; Goebel; Troll, 1927; Baum, 1950) bzw. aus dem Hochblattbereich (Prantl; Glück, 1919) schließen kann (vgl. Hiepko, 1965b), ist jedenfalls bei den hier untersuchten Pflanzengruppen ungewiß.

Abschließend sei gesagt, daß für alle Familien mit diplostemonen neben obdiplostemonen Gattungen nur solche Deutungen in Frage kommen, die beide Formen erklären können, was bei der 5. und 6. Theorie der Fall ist; beide Theorien ergänzen sich gut und können zusammengefaßt werden.

Die Annahme eines ausgefallenen Blütenwirtels (1. Theorie) oder die Ableitung der Petalen aus Nebenblättern oder Spaltungsprodukten der Staubblätter (3. und 4. Theorie) scheint wenig gerechtfertigt.

Für zwei Familien, Geraniaceen und Zygophyllaceen, wäre eine Ableitung von Formen mit polyandrisch-zentrifugalem Androeceum (2. Theorie) möglich, da sich keine Gegenbeweise erbringen lassen.

Es wurde gezeigt, daß ein obdiplostemones Androeceum auf verschiedene Weise entstehen kann, aufgrund von verschiedenen, schon bei der Anlegung der Organe gegebenen Verhältnissen oder erst im Laufe der Blütenentwicklung stattfindenden Wachstumsvorgängen; der Begriff der Obdiplostemonie kann daher nur den Zustand in der fertigen Blüte beschreiben, ohne etwas über dessen Zustandekommen aussagen zu können.

Zusammenfassung

Zur Klärung des Problems der Obdiplostemonie wurden jeweils einige Vertreter der Simaroubaceae, Rutaceae, Geraniaceae, Zygophyllaceae, Limnanthaceae, Caryophyllaceae, Saxifragaceae und Crassulaceae in bezug auf den Leitbündelverlauf, die Primordialhöckerentwicklung und die Histogenese untersucht. Dabei waren die wichtigsten Ergebnisse:

1. Der Blütenscheitel zeigt immer zwei deutliche Außenschichten (Dermatogen und Subdermatogen), mit Ausnahme von *Ailanthus giraldi* Dode, der nur ein Dermatogen besitzt.

2. Die meisten Blütenorgane werden im Subdermatogen angelegt. Abweichend verhalten sich die Staubblätter der Rutaceen und der Caryophyllaceen, deren erste Vorwölbungen durch Periklinalteilungen in der dritten Schicht zustandekommen. Sonst ist die Beteiligung der dritten Schicht am Aufbau der Staubblattprimordien verschieden stark.

3. Die Blütenorgane werden immer in der Reihenfolge: Sepalen — Petalen — Kelchstamina — Kronstamina — Karpelle ausgegliedert. Die Karpelle entstehen immer simultan, die Glieder der Krone und der beiden Androecealkreise seltener auch succedan.

4. Die Anlegung der beiden Staubblattkreise erfolgt echt diplostemon bei *Klainedoxa, Irvingia, Limnanthes, Cerastium* und *Deutzia*. Die Primordien der beiden Kreise sind zum Zeitpunkt der Anlegung etwa gleich groß.

Eine etwas abgewandelte Diplostemonie liegt bei *Ailanthus, Ruta, Dictamnus, Choisya, Spergula* und *Sedum* vor: Die Primordien der Kronstamina sind wesentlich kleiner als die Kelchstamina zum Zeitpunkt der Anlegung.

Die Primordien der Kelch- und Kronstamina liegen in einem Kreis: Bei *Geranium, Zygophyllum, Tribulus* und *Astilbe*. Sie sind bei der Anlegung etwa gleich groß. Die echte Diplostemonie von *Agathosma* ist sekundär.

5. Ausschlaggebend für die Stellung der Kronstamina ist deren relative Größe und die Form der Kronblattbasen.

Sind die Petalen im Wachstum nicht gehemmt und die Kronstamina nicht gemindert, so entsteht starke Diplostemonie.

Sind die Petalen gehemmt und die Kronstamina nicht gemindert, so entsteht schwache Diplostemonie.

Sind die Petalen nicht gehemmt, die Kronstamina aber gemindert, so resultiert daraus eine schwache Obdiplostemonie.

Sind dagegen die Petalen gehemmt und die Kronstaubblätter gemindert, so wird die Blüte etwas stärker obdiplostemon.

6. Starke Obdiplostemonie entsteht immer durch sekundäre Wachstumsvorgänge; im Fall von *Ruta graveolens* L. führen diese zu schwach diplostemoner Stellung der Staubblätter.

7. Die Karpelle werden immer so weit außen wie nur möglich am Blütenscheitel angelegt. Sie stehen daher episepal, wenn die oberen Ränder der Kelchstaubblattbasen, epipetal, wenn die oberen Ränder der Kronstaubblattbasen am höchsten liegen.

Eine echte Alternanzstörung liegt in keinem Fall vor.

8. Der Leitbündelverlauf ist als etwas Sekundäres anzusehen, dem in der Beurteilung der Diplostemonie oder Obdiplostemonie nur eine untergeordnete Rolle zukommt.

9. Die wichtigsten Obdiplostemonie-Deutungen werden diskutiert. Die Theorien von einem ausgefallenen Blütenwirtel, von der serialen Spaltung einer Anlage in Petalum und Kronstaubblatt und von der Nebenblattnatur der Petalen werden stark in Frage gestellt. Die Ableitung des obdiplostemonen Androeceums vom polyandrisch-zentrifugalen wird für Geraniaceen und Zygophyllaceen für möglich gehalten. In den meisten Fällen wird eine Ableitung des obdiplostemonen vom diplostemonen Androeceum, wie sie in der Čelakovskýschen Verschiebungstheorie und der Goebelschen Theorie von der Förderung der Kelchblattsektoren zum Ausdruck kommt, als wahrscheinlich angenommen.

Summary

To clarify the problems of obdiplostemony some members of the Simaroubaceae, Rutaceae, Geraniaceae, Zygophyllaceae, Limnanthaceae, Caryophyllaceae, Saxifragaceae and Crassulaceae have been examined with regard to vascularization, organogenesis and histogenesis.

As most important results may be mentioned:

1. The floral apex always shows two peripheral cell layers (dermatogen and subdermatogen), except *Ailanthus giraldii* Dode with only the dermatogen.

2. Most of the floral organs are initiated in the subdermatogen. In the Rutaceae and Caryophyllaceae, however, the primordia of the stamens become visible by periclinal divisions in the third cell layer. In all other cases the third cell layer contributes in various amount to the tissue of the stamens.

3. The floral organs always originate in the following succession: Sepals — petals — antesepalous stamens — antepetalous stamens — carpels. The carpels always appear simultaneously, the members of the corolla and of the two androecial whorls rarely succedanously.

4. In *Klainedoxa, Irvingia, Limnanthes, Cerastium* and *Deutzia* the two whorls of stamens are initiated diplostemonously. At the moment of initiation the primordia of the two whorls are of about the same size.

In *Ailanthus, Ruta, Dictamnus, Choisya, Spergula* and *Sedum* diplostemony is somewhat modified: At the moment of initiation the primordia of the antepetalous stamens are much smaller than the antesepalous stamens.

In *Geranium, Zygophyllum, Tribulus* and *Astilbe* the primordia of the antesepalous and antepetalous stamens are standing in one whorl. At the moment of initiation they are of about the same size. The diplostemony of *Agathosma* is a secondary one.

5. The relative size and shape of the bases of the petals is responsible for the position of the antepetalous stamens:

If the petals show no retardation of growth and the antepetalous stamens are not diminished in size, the diplostemony is highly developed.

If the petals show a retardation of growth and the antepetalous stamens are not diminished in size, the flower shows a faint diplostemony.

A faint obdiplostemony results from petals not retarded in growth and diminished antepetalous stamens.

If the petals are retarded in growth and the antepetalous stamens are diminished in size, the flower becomes more obdiplostemonous.

6. A high obdiplostemony always results from secondary processes of growth. In *Ruta graveolens* these secondary processes cause a faint diplostemonous position of the stamens.

7. The carpels always appear in the greatest possible distance from the center of the floral apex. Therefore they are antesepalous, if the upper rims of the bases of the antepetalous stamens lie on a higher level than the bases of the antesepalous stamens. The carpels are antepetalous, if the upper rims of the bases of the antesepalous stamens lie on a higher level than the bases of the antepetalous stamens.

In all species examined an interruption of alternation could not be found.

8. The vascularization must be regarded as a secondary phenomenon, of little importance as to the interpretation of diplostemony or obdiplostemony.

9. The most important interpretations of obdiplostemony are discussed. The theories concerning a lost whorl of organs (the "reduction theory"), the serial splitting of one primordium into petalum and antepetalous stamen, and the petals as connated stipules are put in question.

It is possible that in the Geraniaceae and Zygophyllaceae the obdiplostemonous androecium is derived from the centrifugal and polyandrous androeceum.

In most cases the derivation of the obdiplostemonous from the diplostemonous androecium, as proposed by the "displacement theory" of Čelakovský, and by the theory of the increased growth of the episepalous sectors by Goebel, is considered to be probable.

Literaturverzeichnis

Arber, Agnes: Floral anatomy and its morphological interpretation. — New Phytol. **32**: 231—243 (1933).

— Studies in flower structure. — Ann. Bot. n. ser. III: 337—346 (1939).

Barkoudah, Y. J.: Revision of *Gypsophila, Bolanthus, Ankyropetalum* and *Phryna*. — Wentia **9**: 16—24 (1962).

Baum, Hermine: Unifaziale und subunifaziale Strukturen im Bereich der Blütenhülle und ihre Verwendbarkeit für die Homologisierung der Kelch- und Kronblätter. — Öst. Bot. Z. **97**: 1—41 (1950).

Bennek, Charlotte: Die morphologische Beurteilung der Staub- und Blumenblätter der Rhamnaceae. — Bot. Jb. **77**; H. 4: 423—457 (1958).

Bitzek, E.: Der Centrospermenast der Dikotylen. — Bot. Arch. **22**: 257—384 (1928).

Braun, A.: Beitrag zur Feststellung nat. Gattungen unter den Sileneen. — Flora **XXVI**: 349 (1843).

— Schrift über die Verjüngung in der Natur. Leipzig 1851.

Buxbaum, F.: Vorläufige Untersuchungen über Umfang, systematische Stellung und Gliederung der Caryophyllales (Centrospermae). — Beitr. Biol. Pfl. **36**: 3—56 (1961).

Beille, L.: Recherches sur le développement floral des Disciflores. Thèse Paris. — Bordeaux 1902.

Čelakovský, L. J.: Über die morphologische Bedeutung der Samenknospen. — Flora **57**: 170—171 (1874).

— Über den „eingeschalteten" epipetalen Staubgefäßkreis. — Flora **58**: 481 (1875).

— Über ideale oder congenitale Vorgänge der Phytomorphologie. — Flora **67**: 435—460 (1884).

— Das Reduktionsgesetz der Blüthen, das Dédoublement und die Obdiplostemonie. — S.-B. königl. böhm. Ges. Wissensch. Mathemat. naturwiss. Classe (1894).

Chadefaud, M.: Sur l'obdiplostémonie. — C. R. Acad. Sci. (Paris) **239**: 1673—1675 (1954).

Chatin, M. Ad.: Sur les types obdiplostémones et diplostémones direct, ou de l'existence et des charactères des deux types symmétriques distincts chez les fleurs diplostémones. — Bull. Soc. bot. **2**: 615—625 (1855).

Corner, E. J. H.: Centrifugal stamens. — J. Arnold Arb. **27**: 423—437 (1946).

Cronquist, A.: Outline of a new system of families and orders of dicotyledons. — Bull. Jard. Bot. **27** (1): 13—40 (1957).

Dawson, Marion L.: The floral morphology of the Polemoniaceae. — Amer. J. Bot. **23**: 501—511 (1936).

Dickson, A.: On obdiplostemonous flowers. — Trans. roy. Soc. Edinb., vol. VIII (1864). Übersetzt in Baillon's Adansonia **IV**: 192—196 (1964).
— On the stipules of *Spergularia marina*. — J. Bot. **XVI**: 316—317 (1878).

Döll, W.: Flora d. Großh. Baden. Bd. III (1862).

Eckardt, Th.: Referat in Z. Bot. **XXXIV**: 117—119 (1939).

Eichler, A. W.: Blütendiagramme I. — Leipzig 1875.
— Blütendiagramme II. — Leipzig 1878.

Engler, A.: Studien über die Verwandtschaftsverhältnisse der Rutaceae, Simaroubaceae und Burseraceae. — Abh. Naturf. Ges. Halle, **13**: 111—158 (1877).

Frank, A. B.: Über die Entwicklung einiger Blüthen mit besonderer Berücksichtigung der Theorie der Interponierung. — J. wiss. Bot. **X**: 204—243 (1876).

Friedrich, H.-Chr.: Studien über die natürl. Verwandtschaft der Plumbaginales, Primulales und Centrospermae. — Phyton **6**: 220—263 (1956).

Glück, H.: Blatt- und Blütenmorphologische Studien. — Jena 1919.

Goebel, K.: Über die Anordnung der Staubblätter in einigen Blüten. — Bot. Ztg. Nr. 22—25 (1882).
— Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. — Jb. wiss. Bot. **XVII**: 207—296 (1886).
— Über gepaarte Blattanlagen. — Flora **NF 3**: 248—262 (1911).
— Organographie der Pflanzen. Bd. 3, 3. Aufl. — Jena 1932.

Guttenberg, H. v.: Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen, I. Angiospermen. — Handbuch der Pflanzenanatomie (1960).

Hartl, D.: Die Übereinstimmungen des Endokarps der Simaroubaceae, Rutaceae und Leguminosae. — Beitr. Biol. Pfl. **34**: 453—455 (1958).

Henslow, G.: On the vascular systems of floral organs, and their importance in the interpretation of the morphology of flowers. — J. Linn. Soc. Lond. Bot. **27**: 151—197 (1890).

Hiepko, P.: Das zentrifugale Androeceum der Paeoniaceae. — Ber. dt. bot. Ges., **LXXVII**, H. 10: 427—435 (1965a).
— Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpicae. — Bot. Jb. **84**: 359—508 (1965b).

Hilaire, A. Saint-: Morphologie végétale. Paris 1841.

Hirmer, M.: Beiträge zur Morphologie polyandrischer Blüten. — Flora **110**: 140—192 (1918).

Hofmeister, W.: Allgemeine Morphologie. Leipzig 1868.

Huber, H.: Die Verwandtschaftsverhältnisse der Rosifloren. — Mitt. bot. Staatssamml. München, **V**: 1—48 (1963).

Jentsch, R.: Untersuchungen an den Sproßvegetationspunkten einiger Saxifragaceen. — Flora **144** (1957).

Jordan, K. Fr.: Über Abortus, Verwachsung, Dédoublement und Obdiplostemonie in den Blüten. — Öst. Bot. Z. **1883**: 250—255.

Kraft, E.: Experimentelle und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Caryophyllaceenblüten. — Flora **NF 9**: 283—356 (1917).

Leins, P.: Entwicklungsgeschichtliche Studien an Ericales-Blüten. — Bot. Jb. **83**, 1: 57—88 (1964a).
— Die frühe Blütenentwicklung von *Hypericum hookerianum* Wight et Arn. und *H. aegypticum* L. — Ber. dt. bot. Ges., **LXXVII**, H. 4: 112—123 (1964b).

— Das zentripetale und zentrifugale Androeceum. — Ber. dt. bot. Ges., **LXXVII**, Sondernr. 1, Generalvers.-heft: 22—26 (1964c).
— Infloreszenz- und frühe Blütenentwicklung von *Melaleuca nesophila* F. Muell. (Myrtaceae). — Planta (Berl.): **65**: 195—204 (1965).

Leonhardt, R.: Phylogenetisch-systematische Betrachtungen II. Gedanken zur systematischen Stellung bzw. Gliederung einiger Familien der Choripetalen. I. Caryophyllaceen. — Öst. bot. Z. **98**: 1—12 (1951).

Lüders, H.: Systematische Untersuchungen über die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm. — Bot. Jb. **XV**, H. 2: Beibl. 91 (1917).

Mattfeld, J.: Über eine angebliche *Drymaria* Australiens nebst Bemerkungen über die Staminaldrüsen und die Petalen der Caryophyllaceae. — Feddes Repert. Beih. 100: 147—164 (1938a).
— Das morphologische Wesen und die phylogenetische Bedeutung der Blumenblätter. — Ber. dt. bot. Ges., **LVI**, H. 2: 86—116 (1938b).
— Den Rücken des Blattstieles umgreifende und abaxial verwachsene Nebenblätter. — Not.-Bl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem **14**: 452—469 (1939a).
— Biologische und morphologische Blütenformen bei den Caryophyllaceen. — Not.-Bl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem **14**: 470—482 (1939b).

Murbeck, H.: Über staminale Pseudapetalie und deren Bedeutung für die Frage nach der Herkunft der Blütenkrone. — Lunds Univ. Årsskr. NF Afh. 2, **14**: (1918).

Nair, N. C., & Kan Singh Nathawat: Vascular anatomy of the flower of some species of Zygophyllaceae. — J. Indian Bot. Soc. **37**: 172—180 (1958).

Narayana, L. L.: Floral anatomy of Simaroubaceae. I. — J. Indian Bot. Soc. **37**, N° 4 (1958).

Pax, F.: Allgemeine Morphologie der Pflanzen. — Stuttgart 1890.
— Zur Phylogenie der Caryophyllaceen. — Bot. Jb. **61**: 223—241 (1928).

Payer, J.-B.: Organogénie de la fleur. Traité d'organogénie comparée de la fleur. — Paris 1857.

Pfeffer, W.: Zur Blütenentwicklung der Primulaceen und Ampelidaceen. — Pringsh. Jb. **8**: 194—215 (1872).

Puri, V.: Role of floral anatomy in the solution of morphological problems. — Bot. Rev. **17**: 472—534 (1951).

Rauh, W.: Referat über M. Chadefaud: „Sur l'obdiplostémonie". — In Ber. wiss. Biol. **96**: 134 (1955).

Rohweder, O.: Anatomische und histogenetische Untersuchungen an Laubsprossen und Blüten der Commelinaceen. — Bot. Jb. **82**, 1: 1—99 (1963).

Roth, I.: Histogenese und morphologische Deutung der Kronblätter von *Primula*. — Bot. Jb. **79**: 1—16 (1959).
— Histogenese und morphologische Deutung der Zentralplazenta von *Cerastium*. — Bot Jb. **82**, 1 (1963).

Ruff, O.: Zur Phylogenie des Columniferen-Astes der Dikotyledonen. — Bot. Arch. **31**: 1—140 (1931).

Sattler, R.: Zur frühen Infloreszenz- und Blütenentwicklung der Primulales s. l. mit besonderer Berücksichtigung der Stamen-Petalumentwicklung. — Bot. Jb. **81**: 358—396 (1962).

Saunders, Edith R.: Comments on "floral anatomy and its morphological interpretation." — New Phytol. **33**, No 2: 127—169 (1934).

— On the carpelpolymorphism I. — Ann. Bot. (Lond.) **39**: 123—167 (1925).
— On rhythmic development and radial organisation in the flower. — J. Linn. Soc. Bot. **50**: 291—322 (1936).
— Floral morphology II. — Cambridge 1939.

Schumann, K.: Blütenmorphologische Studien. — Pringsh. Jb. **XX**: 349—396 (1889).

Skottsberg, C.: Zur Naturgeschichte der Insel San Ambrosio. — Ark. Bot. Stockh. Serie 2, **4**, Nr. 15: 469—476 (1963).

Stroebl, F.: Die Obdiplostemonie in den Blüten. — Bot. Arch. **IX**: 210—220 (1925).

Takhtajan, A.: Die Evolution der Angiospermen. — VEB Gustav Fischer Verlag Jena 1959.

Thomson, Betty F.: The floral morphology of the Caryophyllaceae. — Amer. J. Bot. **29**: 333—349 (1942).

Troll, W.: Zur Frage nach der Herkunft der Blumenblätter. — Flora **122**: 57—75 (1927).

Velenovský, J.: Vergleichende Morphologie der Pflanzen. III. (1910).

Vuillemin, P.: Morphologie végétale. Le petalostème. — C. R. Sci. Paris **175**: 558 (1922).

Walter: Die Diagramme der Phytolaccaceen. — Bot. Jb. **XXXVII**, H. 4 (1906).

Wassmer, A.: Vergleichend morphologische Untersuchungen an den Blüten der Crassulaceen. — Verlag P. G. Keller, Winterthur (1955).

Weberling, F.: Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Ausbildung des Unterblattes bei dikotylen Gewächsen. — Beitr. Biol. Pflanzen **32** (1): 27—105 (1955).

Wettstein, R.: Über das Androeceum von *Philadelphus*. — Ber. dt. Bot. Ges. **XI**: 480—484 (1893).

Bei der Schriftleitung eingegangen am 22. März 1966.

Anschrift der Verfasserin:

Gertrud Eckert, 1 Berlin 45, Kadettenweg 19.

Lebenslauf

Am 24. Juli 1936 wurde ich als 2. Tochter des Diplom-Ingenieurs Alfred Eckert und seiner Ehefrau Elisabeth, geb. Reimerdes, in Essen (Ruhr) geboren.

Im Jahre 1937 siedelte meine Familie nach Berlin über. Hier besuchte ich von 1942 bis 1946 die Grundschule und danach eine Oberschule Wissenschaftlichen Zweiges, an der ich im März 1955 meine Reifeprüfung ablegte.

Im Sommersemester desselben Jahres begann ich mein Studium an der Freien Universität Berlin mit den Fächern Botanik, Zoologie, Genetik und Chemie. Meine Lehrer in dem Fach Botanik waren die Herren Professoren Werdermann und Eckardt (Pflanzensystematik und -morphologie), Frau Professor Thielke und die Herren Professoren Drawert und Reinert (Pflanzenphysiologie). Zoologische Vorlesungen und Praktika belegte ich bei den Herren Professoren Ulrich, Herter, Günther, Urich und Kemper. Meine Lehrer in den Fächern Genetik und Chemie waren die Herren Professoren Lüers bzw. Lautsch (organische Chemie) und Jahr (anorganische Chemie).

Im Frühjahr 1958 bestand ich das Vordiplom in den Fächern Botanik, Zoologie, Chemie und Physik.

Einige Semester war ich als studentische Hilfskraft für das Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der Freien Universität als Zeichnerin tätig.

1961 begann ich mit den Arbeiten zu der vorliegenden Dissertation unter der Anleitung von Herrn Professor Dr. Th. Eckardt, dem Direktor dieses Institutes.

Im Oktober 1965 wurde ich als wissenschaftliche Hilfsassistentin an demselben Institut beschäftigt.

Berlin-Lichterfelde, den 28. 10. 1965